

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. ZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 120. BAND)

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 293 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL



f. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1926

Alle Rechte vorbehalten

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
CHAUDHURI, H. und RAJARAM, Ein Fall von wahrscheinlicher Symbiose eines Pilzes mit <i>Marchantia nepalensis</i> . Mit 2 Abbildungen im Text	176—178
CLAUS, G., Die Blütenbewegungen der Gentianaceen. Mit 13 Abbildungen im Text	198—226
FILLA, FRANZ, Das Perikarp der Proteaceae. Mit Tafel I und 70 Abbildungen im Text	99—142
FREY, ALBERT, Geometrische Symmetriebetrachtung. Mit 10 Abbildungen im Text	87—98
GAISBERG, E. v. und FINCKH, E., Zur Biologie von <i>Schistostega osmundacea</i> . Mit 4 Abbildungen im Text	143—175
KATZ, ERNA, Über die Funktion der Narbe bei der Keimung des Pollens	243—281
KÜSTER, ERNST, Regenerationerscheinungen an Bakteriengallen. Mit 12 Abbildungen im Text	179—197
LÖV, LEOKADIA, Zur Kenntnis der Entfaltungszellen monokotyler Blätter. Mit 89 Abbildungen im Text	283—343
MORTON, F. v., Der Einfluß des Höhlenklimas auf den jährlichen Entwicklungsgang von <i>Adoxa moschatellina</i> L.	377—379
ROSS, H. und SUESSENGUTH, K., Das Apikalorgan der Blätter von <i>Lafoensia</i> . Mit 4 Abbildungen im Text	1—18
SCHRÖDTER, KURT, Zur physiologischen Anatomie der Mittelzelle drüsiger Gebilde. Mit 55 Abbildungen im Text	19—86
SHADOWSKY, A. E., Der antipodiale Apparat bei Gramineen. Mit 16 Abbildungen im Text	344—370
STOCKER, OTTO, Über transversale Kompaßpflanzen. Mit 4 Abbildungen im Text	371—376
TROLL, WILHELM, Über die Staubblattkrümmungen der Umbelliferen. Mit 14 Abbildungen im Text	227—242
International Congress of Plant Sciences (Fourth International Botanical Congress)	282
Eingegangene Literatur	380

Das Apikalorgan der Blätter von *Lafoensia*.

Von H. Ross und K. Suessenguth.

Mit 4 Figuren im Text.

Allgemeiner Teil.

Von den 10 beschriebenen, im tropischen Amerika heimischen *Lafoensia*-Arten (Lythraceen) haben nach Koehnes Monographie im „Pflanzenreich“ 9 auf der Unterseite der mehr oder minder lederartigen Blätter in der Mittellinie nahe der Spitze ein eigenartiges Organ, das an dem ausgebildeten Blatte einen bis 2 mm großen, runden oder länglichen Porus bildet, der auf einer länglichen, bis 8 mm langen Schwiele liegt. Bald findet sich der Apparat auf einer mehr oder minder lang ausgezogenen Spitze des Blattes (Fig. 1 *E*), bald bleibt der den Porus umschließende Teil der Blattspitze in der Entwicklung zurück, wodurch eine unregelmäßige Gestalt der Spitze bedingt wird, so daß diese ausgerandet (Fig. 1 *A—D*) oder wellig, bisweilen sogar mißgebildet erscheint. Über die Bedeutung dieses Organs gehen die Ansichten der verschiedenen Beobachter weit auseinander; entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen liegen bisher überhaupt noch nicht vor.

Bestimmungsarbeiten an den von Dr. Ph. von Luetzelburg in Brasilien 1910—1922 gesammelten Pflanzen gaben Veranlassung zur Verfolgung der hier vorliegenden Fragen.

Vandelli, der 1788 die Gattung *Lafoensia* aufstellte, gibt von den Blättern keine Beschreibung. Ebenso enthalten die Diagnosen von Ruiz et Payon (1794) und von Humboldt, Bonpland et Kunth (1823) nichts über die Blätter bzw. über das Apikalorgan. Die erste Angabe darüber findet sich bei A. P. de Candolle, Familie des Lythracées (1826) für *Lafoensia puniceifolia* D. C. in folgender Weise: „... foliis ... nervo medio subtus ad apicem poroso ...“ und ... „un pore ou glande creuse d'une nature singulière“ ... Auf der zugehörigen Tafel ist der Porus richtig und deutlich dargestellt.

Pohl beschreibt in *Plantarum Brasiliae Icones et Descriptiones* (1831) drei neue *Lafoensia*-Arten und bildet sie auch ab. Hier heißt es: „foliis . . . dente obtuso nervoque intermedio apice subtus callo poroso terminato.“

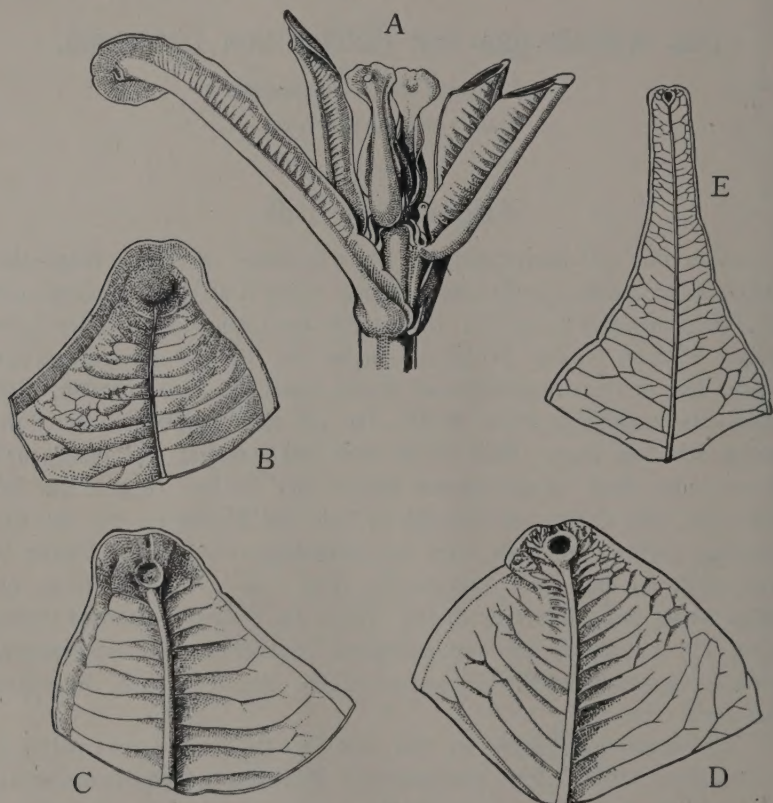


Fig. 1. *A—D* *Lafoensia pacari*. — *A* Sproßspitze mit drei Paaren junger Blätter. — *B* Blattspitze von der Oberseite (Apikalorgan durchscheinend). — *C* Blattspitze von der Unterseite, gleichaltrig mit dem Blatt in *B*. Epidermis über dem im Epithem entstandenen Hohlraum etwas eingesunken, noch kein Porus gebildet. — *D* Blattspitze von der Unterseite, älteres Blatt mit ausgebildetem Porus. — *E* Spitze eines Blattes von *Laf. glyptocarpa*. Porus an der stark ausgezogenen Spitze. — *A—E* 3 mal vergr.

St. Hilaire gibt in *Flora Brasiliensis meridionalis* III (1833) für die Gattung *Lafoensia* an: „Folia . . . apice uniglandulosa“ und fügt hinzu als *Observatio* III: „Glandes des feuilles. Il paraît que la glande terminale des feuilles est un caractère commun à tout le genre . . . Cette glande, au reste, que sa tendance

à déformer le sommet de la feuille, rend si remarquable, me paraît avoir besoin d'être étudiée..." Nach fast 100 Jahren wird nun dieser Wunsch erfüllt.

Bentham et Hooker schreiben in *Genera Plantarum* I (1867): „... Folia ... apice glandulosa“.

Eingehender beschäftigt sich Koehne mit dem in Rede stehenden Organ in der *Flora Brasiliensis* XIII, 2 (1877). Zunächst sagt er in der Gattungsdiagnose: „Foliis ... inferiore pagina poro subterminali semper fere munitis“, und auf Seite 346:

„*Nervus medius semper fere inferiore pagina prope apicem in glandulam crassam, poro manifesto apertam excurrens, qui porus est orificium excavationis cujusdam textu cellulari interiori destructo ortae.*“

Ferner fügt Koehne noch hinzu: „*Obs. II. Foliorum porus quem usum plantae afferat, adhuc ignotum est. Tractaverunt nuper cl. Delpino et cl. Belt, de plantis nonnullis (Passiflora, Ricinus, Stigmaphyllon, Acacia, Cassia etc.), quae glandulis quibusdam extrafloralibus attrahunt aut formicas aut vespas, ut eadem diversas plantae partes defendant ab hostibus diversis. An foliorum pori Lafoensiae speciebus simili usui sunt? Formicas a pororum eorundem secretionibus allici vix credamus, quum folia glabriora laevioraque sint quam in quibus formicae commode circumreptent; observavit saltem Delpino, formicas plantis glaberrimis vix adhaerere. Utrum vespa Lafoensiae species visitent, nemo observavit.*“

Von mehreren Arten wird in der *Flora Brasiliensis* das Apikalorgan mehr oder minder schematisch abgebildet, sogar zwei Längsschnitte durch dasselbe werden gegeben; dieselben zeigen aber der Kleinheit wegen keine Einzelheiten. In späteren Veröffentlichungen (1882 und 1893) beschränkt sich Koehne auf kurze Angaben.

Delpino erwähnt in *Funzione mirmecofila nel regno vegetale*, 1. parte (1886) die Gattung *Lafoensia* und stützt sich dabei ausschließlich auf die Angaben und Abbildungen von Koehne in der *Flora Brasiliensis*. Wegen der eigenartigen Beschaffenheit des ganzen Apparates, besonders wegen des unter dem Porus stets vorhandenen verhältnismäßig großen Hohlraumes, glaubte Delpino das Ganze zu den Milbengallen (*acarocecidii*) rechnen zu müssen.

Solereder behandelt in der „*Systematische Anatomie der Dikotyledonen*“ (1899, Ergänzungsband 1908) mehrfach die Gattung *Lafoensia*, aber nirgends wird der Apikalapparat erwähnt.

1903 erschien im „Pflanzenreich“ die Familie der Lythraceen von Koehne bearbeitet. In der Einleitung im Abschnitt „Vegetationsorgane“ (S. 3), bei der Besprechung der Beziehungen zwischen den einzelnen Gattungen, Arten usw. zu den äußeren Lebensbedingungen, heißt es: „Der Catinga-Formation gehören die meisten *Lafoensia*-Arten an, deren Blattporus (auf der Unterseite eines breiten, kurzen Endläppchens des glänzenden Lederblattes) vermutlich Wasser ausscheidet, seiner Funktion nach aber weder in der Literatur noch in den Notizen der Sammler irgendwie berücksichtigt wird.“ Eigene Beobachtungen oder Untersuchungen hat Koehne über diese Frage nicht angestellt.

Penzig und Chiabrera geben in „Contributo alla conoscenza delle piante acarofile“ (Malpighia 1903) mit einer gewissen Zurückhaltung die Angaben von Delpino wieder. Die Annahme, daß es sich hier um extranuptiale Nektarien handle, lehnen sie ab. Gegen die Meinung Delpinos, daß es sich um Milbengallen handeln könne, wird mit Recht angeführt, daß das Apikalorgan bei allen Blättern auftrete und Gallmilben niemals in der Höhlung gefunden wurden. Diese Angaben treffen vollkommen zu; die Schwiele und der Porus finden sich an jedem Blatte und stehen in keinem Zusammenhang mit parasitisch lebenden Organismen, wie es bei den Gallbildungen (Cecidien) der Fall ist. Verf. geben dann eine kurze Beschreibung des Organs und heben hervor, daß der Porus schon vorhanden war bei den jüngsten ihnen zur Verfügung stehenden Blättern. Auf drei Abbildungen wird der Apikalapparat und sein Längsschnitt schematisch dargestellt.

In der anatomischen Arbeit von Eberlein (Dissertation Erlangen 1904) und der von Areschoug (Stockholm 1905) werden *Lafoensia*-Arten mehr oder minder eingehend behandelt. Das Apikalorgan wird aber von beiden Verfassern nicht erwähnt.

Eine Klärung der vielen einschlägigen Fragen war naturgemäß an Herbarmaterial nicht zu erwarten, da blühende und fruchtttragende Sprosse nur völlig entwickelte Blätter tragen. Es mußten daher junge und jüngste Zustände, d. h. eben aus den Knospen hervortretende Blätter beschafft werden. In München war bei Beginn der Untersuchungen keine *Lafoensia*-Art in Kultur. In liebenswürdigster Weise übersandten der Botanische Garten in Buitenzorg und der Garten des Serologischen Instituts von Butantan bei San Paulo in Brasilien Alkoholmaterial von jungen und älteren Sprossen der *Lafoensia pacari* L'Hérit. Von letzterer Stelle erhielten wir auch Samen dieser Art, aus denen im Botanischen Garten in München zahlreiche Pflanzen herangezogen wurden, die hauptsächlich für die entwicklungsgeschicht-

lichen Untersuchungen und physiologischen Versuche verwendet wurden. Das zur Vervollständigung der Untersuchungen benützte Herbarmaterial stammt aus den Herbarien von München, Berlin, Wien und Rio de Janeiro. Allen denjenigen, welche uns durch Überlassung von Untersuchungsmaterial unterstützten, sei auch an dieser Stelle verbindlichst gedankt.

Anatomischer Teil.

Zur Untersuchung der Blätter sämtlicher bekannter 10 Arten wurde Herbarmaterial benützt. Von *Lafoensia pacari* standen außerdem lebende Pflanzen zur Verfügung, von *L. Vandelliana* und *pacari* auch in Alkohol eingelegte Sprosse und Blätter. Da von *L. pacari* weitaus das meiste Material vorlag, war es möglich, wenigstens bei dieser Art den meisten der einschlägigen Fragen nachzugehen und eine eingehende Schilderung zu geben.

Lafoensia pacari St. Hil.

Die Blätter dieser wie aller anderen untersuchten Arten sind mehr oder minder lederartig und bifazial. Spaltöffnungen finden sich nur unterseits. Das Mesophyll ist locker, und die Kutikula erreicht nur bei alten Blättern der Tropen bedeutendere Dicke.

An jüngeren Blättern der Gewächshauspflanzen (von 2—4 cm Länge) ist die Spitze etwa 1 mm vor ihrem Ende in einem Winkel, der bis zu 90° betragen kann, nach unten gebogen (Fig. 1 *A*). Später werden dadurch die seitlichen Flanken der Blattspitze mit eingefaltet. Der Verlauf der Leitbündel an der Blattspitze ist aus Fig. 3 *B* ersichtlich. In der Gabel zwischen den Leitbündelendigungen, welche aus dem Mittelnerv des Blattes hervorgehen, liegt auf einer schwachen Schiele der Blattunterseite das eigenartige Organ, dessen Entwicklung und Bau zunächst beschrieben werden soll.

An ganz jungen, etwa 2 cm langen Blättern überdeckt die normale Epidermis die ganze Unterseite der Blattspitze, (Fig. 2 *A*). In dem Zeitpunkt aber, in dem letztere sich nach unten biegt, wird die Epidermis an der Knickstelle abgehoben (Fig. 2 *B*), und zwar auf dem kleinen Mittelfelde zwischen den Gabelästen des Mittelnervs über derselben Stelle, an der später der Porus entsteht. Die abgelöste Epidermis bildet hier zunächst eine geschlossene Kalotte (im Längsschnitt einen flachen Bogen).

Allmählich geht dann in dem unter der Abhebungsstelle liegenden kleinzelligen, fast interzellularen Gewebe (Epithem) eine Ver-

änderung vor sich: es findet eine Spaltung der Zellen in den Mittel-lamellen statt, so daß bald schizogen ein kleiner Hohlraum zustande kommt, der allmählich blattleinwärts sich vergrößert und nach und nach zur Bildung einer Höhlung Veranlassung gibt (Fig. 2 C). Ist eine gewisse Tiefe erreicht, so bemerkt man an Längsschnitten, daß der Hohlraum nicht mehr senkrecht gegen die Blattmitte fortschreitet, sondern sich gabelt (Fig. 2 D). Diese weiter in das Epithem hineinführenden Gabelspalten entstehen aber nicht mehr ausschließlich schizogen, sondern der Hauptsache nach rhexigen. Um diese Zeit reißt dann die Epidermis, die schon vorher zu einer Haut zusammengeschrumpft war (Fig. 2 C), über dem inneren Hohlraum unregelmäßig auf und legt den Eingang des Hohlraumes frei (Fig. 2 D).

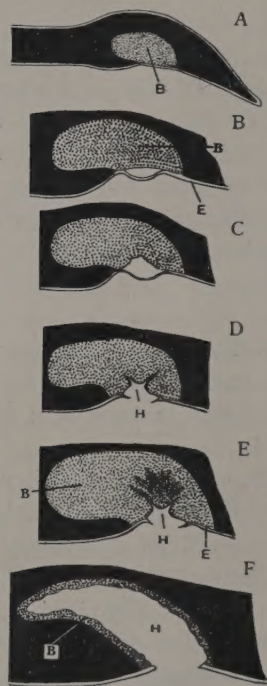


Fig. 2.

Fig. 2. Entwicklung des Apikalorgans von *L. pacari*, mediane Längsschnitte, halbschematisch. — A Spitze des ganz jungen Blattes. — B Etwas älter, Epidermis abgehoben. — C Es bildet sich ein Hohlraum im Epithem, die Epidermis geschrumpft. — D Epidermis gerissen, Hohlraum größer. — E Spaltenbildung im Epithem über dem Hohlraum. — F Epithem fast verschwunden, vergrößerte Spalten und ehemaliger Hohlraum zu einer großen Höhlung vereinigt.

E = Epidermis, B = Epithem, das übrige Blattgewebe schwarz. — H = Hohlraum. — Fig. F schwächer vergrößert als die übrigen, diese 27 mal.

Es bleibt also nicht wie bei gewissen Wasserpflanzen die Kutikula über dem Hohlraum ausgespannt (vgl. S. 16). In einem weiteren Entwicklungsstadium treten bei *Lafoensia pacari* auf der der Blattspitze abgekehrten Seite des kleinzelligen Gewebes und über dem Hohlraum selbst weitere bzw. viele Spalten rhexigen auf (Fig. 2 E). Bei anderen Arten finden sich meist nur eine oder wenige solcher Spalten über dem Hohlraum vor.

In einem späteren Stadium, das außer bei *L. pacari* auch bei *L. Vandelliana* beobachtet werden konnte (ältere Blätter aus den Tropen stammenden Herbarmaterials, z. B. der von Luetzelburg (Nr. 496) in Brasilien am Ende der Trockenzeit gesammelten Stücke), vereinigen sich die Spalten mit dem Hohlraum zu einem schief ins Blattinnere führenden Gang (Fig. 2 F), der blind innerhalb des kleinzelligen Gewebes endet. An solchen Blättern ist auch schon mit bloßem Auge

an der angegebenen Stelle ein entsprechend großer Porus zu erkennen. Der zuletzt genannte Gang kommt nach dem Zerreißen bestimmter Zellgruppen (Fig. 2F) durch Schwinden (Schrumpfen und Zerfallen) der ganzen mittleren Epithempartien zustande, ohne daß eine eigentliche Auflösung erfolgt.

Ein Flächenschnitt durch das Apikalorgan in einem Stadium, in dem noch keine Zerreißung der Epidermis eingetreten ist, lehrt, daß letztere sich hier aus gleichartigen kleinen Zellen zusammensetzt. In ziemlich weitem Umkreis um den späteren Porus sind weder Spaltöffnungen noch Wasserspalten vorhanden (Fig. 3A). Der Hohlraum

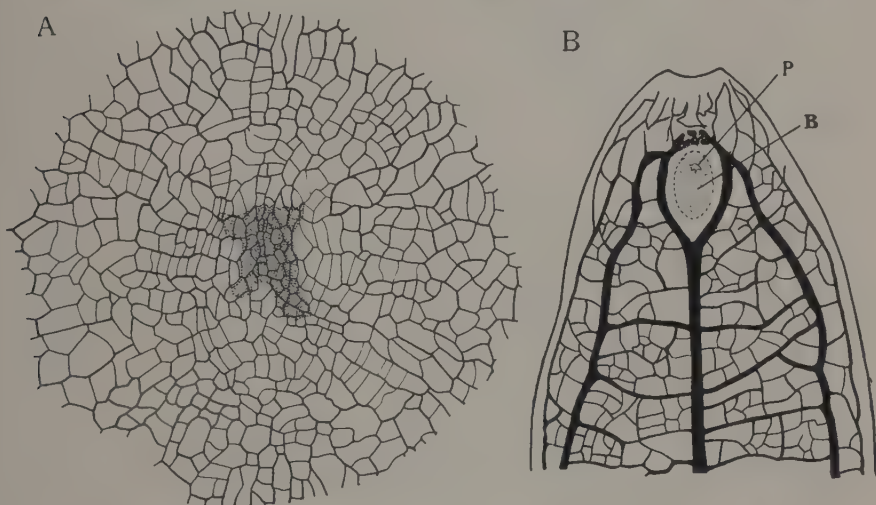


Fig. 3. A Epidermis des Apikalorgans von *L. pacari* in Aufsicht. Der darunter liegende Hohlraum punktiert. Keine Spaltöffnungen. Vergr. 138mal. — B Spitze eines jungen Blattes von *L. pacari*, von unten, Leitbündel und tracheidale Stränge nicht unterschieden, schwarz. B = Epithem, P = Porus. Vergr. 15mal.

ist in Größe der in der Figur punktierten Stelle in diesem Stadium schon vorhanden, er wird indes noch von der Epidermis überdeckt. (Entspricht Fig. 2C).

Die Orientierung der Zellwände um die Mittelstelle herum läßt darauf schließen, daß ziemlich viele Zellteilungen dort stattgefunden haben, wobei die Kernspindeln alle radial gerichtet waren. Das epidermale Feld erinnert an dieser Stelle lebhaft an Bilder, wie man sie nach einigen Tagen erhält, wenn man auf Blättern von *Crassulaceen* kleine Stichwunden anbringt. Die ringförmig um die Wundstelle angeordneten Zellenzüge verlaufen dort ganz ähnlich. Vielleicht entspricht

der bei *Lafoensia* spontan auftretende Hohlraum, der ja auch eine Wunde darstellt, in seiner entwicklungsmechanischen Wirkung der Stichwunde auf den Blättern der Crassulaceen. Die Verschiedenheit der Zellwanddicken lehrt ferner, daß meist mehrere solcher Teilungen, die zur Ausbildung tangential gestellter Wände führen, innerhalb einer Mutterzelle vor sich gegangen sind. Die Kerne der Epidermiszellen über dem Apikalorgan sind durchweg sehr klein und spindelförmig.

Die Epidermis besitzt dort, wo sie den tiefer gelegenen Hohlraum überdeckt, eine Außenwand, welche sehr wenig Kutin enthält. Diese Einrichtung dürfte den Wasserdurchtritt nach außen an dieser Stelle (siehe S. 13) sehr erleichtern, bzw. ihn erst ermöglichen. Auf Längsschnitten färbt sich die äußerste Schicht der Außenwand mit Sudanglyzerin entweder gar nicht oder nur schwach rosa, während das ganze übrige Blatt einschließlich der Epidermis über den äußeren Teilen der kleinzelligen Gewebemasse von einer stark rot gefärbten Kutikula überzogen erscheint.

Das kleinzellige Gewebe, welches den Hohlraum bzw. den Porus umgibt, hat meristematischen Charakter. In ihm müssen die meisten Teilungen, der Zellenanordnung nach zu schließen, in den gegen das Mesophyll gewendeten Zellagen, besonders auf der der Blattoberseite zugewendeten Innenfläche des Epithems, stattgefunden haben (Kernspindeln radial auf den entstehenden Hohlraum gerichtet). Auf Querschnitten durch die Blattspitze zeigt das kleinzellige Gewebe unter dem später sich bildenden Porus oft keinen eiförmigen Umriß wie auf dem Längsschnitt, sondern einen viereckigen. Die eine Diagonale des Vierecks fällt mit der Symmetrieebene des Blattes zusammen. Längs- (Fig. 4 A), Flächen- und Querschnitte durch alte Blätter zeigen ferner, daß die kleinzellige Masse, das Epithem, in deren Mitte der Kanal liegt, in größerzelliges Parenchym eingebettet ist. Das Ganze wird von zahlreichen Strängen eines Gewebes umfaßt, dessen Elemente verholzt, dickwandig und mit Tüpfeln versehen sind, so daß sie als „Tracheidensystem“ bezeichnet werden können (Fig. 4 A, bes. aber B). Die Öffnung dieses einigermaßen becherförmig angeordneten Gewebes zeigt gegen die Blattunterseite, so daß die ganze Stelle, an der die Epidermis sich abhebt, sozusagen den Deckel des Bechers bildet. Rückwärts geht der Becher stiefelförmig in die tracheidale Schicht über, die das mediane Leitbündel umgibt und die aus denselben Elementen sich aufbaut (*T* in Fig. 4 A und B).

Der Anschluß des Apikalorgans an das Tracheidensystem, das seinerseits mit dem Hauptleitbündel des Blattes in Verbindung steht,

deutet bereits an, daß das Organ mit dem Wassertransport irgend-
etwas zu tun hat. Die Beobachtungen an der lebenden Pflanze be-
stätigen diese Auffassung (S. 13). Während die Epidermis noch den
entstandenen Hohlraum überdeckt, enthalten die „Tracheiden“ noch
Plasma und Kern, später ist dies nicht mehr der Fall. Die Ausbildung
der Tracheiden wechselt im übrigen je nach Wachstumsbedingungen
und Alter der Blätter. Winterblätter unserer Gewächshäuser haben

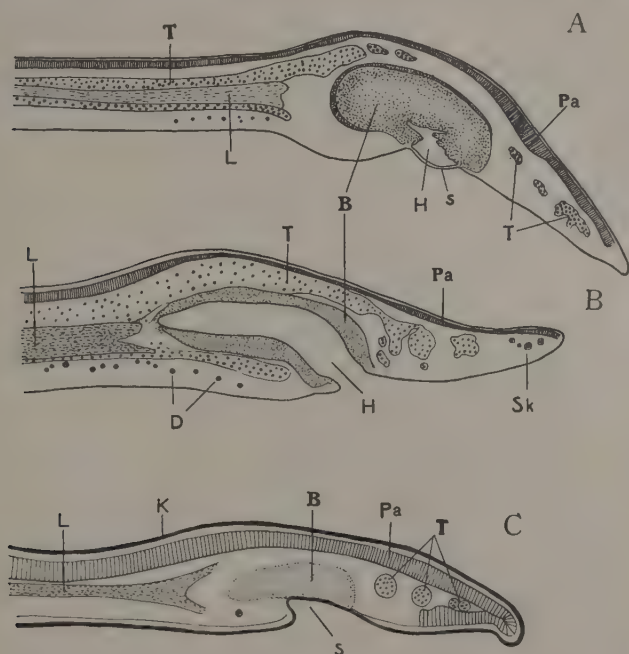


Fig. 4. *A* Medianer Längsschnitt durch die Spitze eines jungen Blattes von *L. pacari* im Stadium der Sekretion, 31 mal vergr. — *B* Medianer Längsschnitt durch die Spitze eines alten Blattes von *L. Vandelliana*, 31 mal vergr. — *C* Medianer Längsschnitt durch die Blattspitze von *L. nummulariifolia*; durchgehende starke Kutikula und kein Porus, 31 mal vergr. In Fig. *A–C* bedeutet *B* = Epithem, *A* = Kutikula, *L* = Leitbündel mit Schraubentracheiden, *T* = Gewebe, das sich aus Speichertracheiden zusammensetzt, *Pa* = Palisadenparenchym, *s* = spaltöffnungsfreie Stelle der Epidermis, *Sk* = quergetroffene Sklerenchymfasern, *D* = kristalldrüsenführende Zellen.

wenige und schwache Tracheiden; Blätter, die während der Trockenperiode in Brasilien gesammelt wurden, weisen viele und stark entwickelte Tracheiden dieser Art auf.

In besonderen, abnormen Fällen wird die Epidermis zu Beginn der Hohlraumentwicklung nicht so abgehoben, daß sie — im Längs-

schnitt — bogenförmig den späteren Porus überdeckt, sondern sie bleibt angelagert, schrumpft, verändert sich auch chemisch — wie ihre starke Totalfärbbarkeit mit Safranin beweist — und reißt dann in der Mitte über dem entstandenen Hohlraum. Die Öffnung wird bald durch weitere Schrumpfung der benachbarten Epidermispforten vergrößert.

Bei den Winter- und Hochsommerblättern unserer Gewächshauspflanzen kommt es nicht bis zur Ausbildung des Pors, sondern die verhältnismäßig kleine Höhlung bleibt stets von der absterbenden Epidermis überdeckt.

Besonders hervorzuheben ist, daß die Epidermis des jungen, normalen Apikalorgans keine Wasserspalten und Spaltöffnungen besitzt.

Untersuchtes Herbarmaterial: Brasilien, Bahia, Serra Marsalina 1000 m; Carrasco-Gebiet; leg. Ph. von Luetzelburg VII. 1913. Nr. 496 A und Goyaz, Campinas do Rio Preto 1913. Nr. 496. — Brasilien, Minas Geraes; leg. Widgren. — Brasilien; leg. Riedel. Alles aus dem Herb. München.

L. Vandelliana DC.

Die Entwicklungsgeschichte des Apikalorgans dieser Art ist im allgemeinen dieselbe wie bei *L. pacari*. Die Abhebung der Epidermis und die Anlage des Hohlraums erfolgt in gleicher Weise. Ähnlich ist auch das aus Speichertracheiden bestehende Gewebe, welches das Apikalorgan umschließt (Fig. 4B). An weitaus den meisten Blättern des Herbarmaterials wurde nur das Endstadium der Entwicklung angetroffen, nämlich ein nach außen offener, schief in das Mesophyll in Richtung nach der Blattbasis verlaufender und blind endigender Hohlraum. Dieser entsteht bei *L. Vandelliana* ebenfalls auf Kosten des kollabierenden Epithems. Die dann noch vorhandenen Epithemschichten sind gebräunt und abgestorben. Die Kutikula des Blattes ist mäßig entwickelt.

Untersuchtes Herbarmaterial: Brasilien; leg. Martius. Herb. München. — Brasilien; leg. Riedel; Herb. München. — Brasilien, Rio de Janeiro; leg. Pohl; Herb. Berlin.

L. punicifolia DC.

An sämtlichen untersuchten Blättern war bereits der Gang ausgebildet, der das letzte Entwicklungsstadium darstellt. Er ähnelt dem in Fig. 4B für *L. Vandelliana* gezeichneten. Der Hohlraum ist sehr geräumig, das Epithem war fast überall ganz geschwunden.

Untersuchtes Herbarmaterial: Panama; leg. Sutton Hayes Nr. 170. Herb. München. — Guatemala, Rio de los Esclavos; leg. J. Donnell Smith Nr. 4311. Herb. München. — Kolumbien, Santa Marta; leg. Karsten. Herb. Berlin.

L. replicata Pohl.

Die wenigen Blätter mit guter Spitze, die zur Verfügung standen, ließen erkennen, daß auch bei dieser Art an der gewöhnlichen Stelle zunächst ein oder zwei Spalten schizogen im Epithem entstehen. In den erhaltenen Präparaten war die Epidermis nicht abgehoben. Bei der späteren Entwicklung zerreißt die epidermale Decke ebenso wie bei *L. pacari* und es entsteht eine offene Höhlung. Das kleinzellige Gewebe ist an alten Blättern fast ganz geschwunden, so daß es den Hohlraum nur als gebräunte Masse umgibt.

Untersuchtes Herbarmaterial: Brasilien, Minas Geraes; leg. Martius. Herb. München. — Brasilien, S. Paulo; leg. Martius. Herb. München. — Brasilien, Goyaz; leg. Gardener. Herb. Berlin. — Brasilien, Rio de Janeiro; leg. F. Silveiro. Herb. Rio.

L. densiflora Pohl.

Von dieser Art lagen nur ziemlich alte Blätter vor, in deren Apikalorganen das Epithem nur noch teilweise vorhanden war. Die Lage des Porus und die Beschaffenheit des Hohlraums ist ähnlich wie bei *Lafoensia Vandelliana* (Fig. 4 B).

Untersuchtes Herbarmaterial: Brasilien; leg. Pohl. Herb. München und Berlin. — Brasilien, Para, Santarem; leg. R. Spruce. Herb. München.

L. glyptocarpa Koehne.

Die Blätter dieser Art sind durch das Vorhandensein einer Vorläuferspitze ausgezeichnet (Fig. 1 E). Die anatomischen Verhältnisse liegen ähnlich wie bei den vorher beschriebenen Arten. Der ins Mesophyll führende Hohlraum — unter dem Porus — wird auch hier von einem Tracheidensystem umschlossen. Die Höhlungen enthielten sämtlich Reste von Insekten (Aphiden?). Es ist daher anzunehmen, daß sie von solchen Tieren als Versteck benutzt werden; an der Entstehung der Hohlräume usw. sind die Insekten sicher unbeteiligt.

Untersuchtes Herbarmaterial: Brasilien, Rio de Janeiro; leg. Glaziou Nr. 9421. Herb. Berlin.

L. emarginata Koehne.

Das Apikalorgan alter Blätter besitzt einen großen Porus, darunter einen weiten Hohlraum. Das ganze Organ ist auffallend stark halbkugelförmig vorgewölbt.

Untersuchtes Herbarmaterial: Brasilien, Bahia; leg. Blanchet Nr. 2915. — Brasilien; leg. Sello Nr. 4773. Beide Herb. Berlin.

L. acuminata DC.

Hier verläuft der enge Hohlraum des Apikalorgans alter Blätter vorwiegend in der Längsrichtung des Blattes, nicht bogenförmig, wie es

Fig. 4 *B* und 2 *F* für *L. Vandelliana* und *pacari* zeigen. Es konnte festgestellt werden, daß der Hohlraum mit einem sehr kleinen Porus nach außen mündet. Die Angabe von Koehne (Pflanzenreich IV, 216, S. 212), daß die Blätter dieser Art keinen Porus besäßen, ist daher ebenso wie die darauf gegründete Einteilung der Gattung *Lafoensia* hinfällig. In einem Falle enthielt das Apikalorgan eine Milbe, aber eine Laufmilbe, so daß auch hier von einer Verursachung des Apikalorgans durch das Tier, wie Delpino meinte, keine Rede sein kann. Wie so oft suchen derartige blattbewohnende Tiere eben in vorhandenen Hohlräumen gelegentlich Unterschlupf.

Untersuchtes Herbarmaterial: Peru; leg. Ruiz. Herb. Berlin.

***L. speciosa* HBK.**

Das einzige Blatt mit unverletzter Spitze, welches zu beschaffen war, zeigte noch keinen Porus. Die Epidermis war über dem Epithem — wie bei *L. pacari* — frei von Spaltöffnungen. Der Umriß des Epithems — von der Fläche gesehen — war nicht elliptisch wie bei *L. pacari*, sondern spindelförmig.

Untersuchtes Herbarmaterial: Neu-Granada, Prov. de Pasto 1400 m. Nr. 3846. Herb. Wien.

***L. nummulariifolia* St. Hil.**

Subapikal, an der Blattunterseite, trifft man hier eine ziemlich seichte, spaltöffnungsfreie Einsenkung (den „porus“ minutus Koehnes) an (Fig. 4 *C*). Dieselbe ist jedoch durchweg von einer starken, überall gleich dicken, weißglänzenden Kutikula ausgekleidet, welche mit Sudanglyzerin die typische Kutinfärbung gibt. Unter dieser flachen Einsenkung liegt ähnlich wie bei den oben beschriebenen Arten kleinzelliges, dünnwandiges, plasmareiches Gewebe mit kleinen spindelförmigen Kernen. Zur Ausbildung eines Hohlraums unter der Einsenkung oder eines Porus kommt es nicht, wenigstens zeigten auch die ältesten Blätter des vorhandenen Materials nichts dergleichen. Die dicke Kutinlage in der Vertiefung spricht durchaus gegen die Möglichkeit, daß diese Organe Hydathoden sind. Das tracheidale Gewebe ist nur in Gestalt von einzelnen Nestern entwickelt. Das Apikalorgan von *L. nummulariifolia* ist also verschieden von dem der anderen *Lafoensia*-Arten. Ob es überhaupt eine bestimmte Funktion hat, läßt sich aus dem Bau allein nicht schließen. Am meisten ähneln diese Organe Krypten, wie sie Lakon (Über die Krypten der *Coprosma*-Blätter. Zentralbl. für Bakteriologie usw., II. Abt., Bd. 53, 1921,

S. 1 ff.) für *Coprosma*-Arten beschrieben hat. *L. nummulariifolia* unterscheidet sich außer durch das Fehlen eines porusführenden Apikalorgans durch auffallend kleine Blätter und ganz anderen Habitus von den übrigen *Lafoensia*-Arten.

Untersuchtes Herbarmaterial: Brasilien; leg. Riedel. Herb. Berlin.

Über die Wasserausscheidung des Apikalorgans.

Da bisher keine Beobachtungen in den Tropen an lebenden Pflanzen angestellt werden konnten, muß die Schilderung der Vorgänge sich auf Erfahrungen, die an Gewächshauspflanzen gewonnen wurden, beschränken. Es stand eine Anzahl etwa 40 cm hoher, dreijähriger Pflanzen von *Lafoensia pacari* zur Verfügung, die im Botanischen Garten München in einem Warmhaus standen. Die Samen stammten aus dem Botanischen Garten Butantan (bei San Paulo-Brasilien).

Zunächst sei bemerkt: Die ausgewachsenen Blätter der Pflanzen sonderten normalerweise keine Flüssigkeit durch das Apikalorgan aus. Ebenso wenig geschah dies an jungen Blättern während der Sommermonate, selbst wenn die Schattentemperatur bis zu 40° C betrug, oder wenn die Pflanzen zu dieser Zeit von einem kühleren in ein sehr warmes Haus gebracht wurden. Wohl aber trat eine deutliche Sekretion von wässriger Flüssigkeit an jüngeren Blättern auf während der Zeit, in der die Pflanzen stark trieben, z. B. im April. Der Beginn des Austreibens fiel in unserem Warmhaus bereits in den Januar.

Die Ausscheidungen traten an vielen jungen Blättern regelmäßig auf und bedeckten als deutliche Flüssigkeitstropfen die Unterseite des Apikalorgans, während die ganze übrige Pflanze trocken war. Entweder müssen die Tropfen also aus dem Innern des Blattes durch den Apikalapparat ausgeschieden worden sein oder eine dort befindliche hygroskopische Substanz hat aus der Luft Wasser angezogen und sich in dem entstehenden Kondenswassertropfen gelöst. Die letztere Annahme ist indes auszuschließen, weil niemals in oder über der Epidermis der in Betracht kommenden Stelle der Blattunterseite eine derartige Substanz angetroffen wurde.

Wurden geeignete Pflanzen, die am gleichen Tage noch kein Wasser ausgeschieden hatten, in einen Glaskasten (sogenannten Schwitzkasten) gebracht, in dem eine bedeutend höhere Temperatur als im Gewächshaus herrschte, so traten an allen jungen Apikalorganen große Tropfen hervor.

Das Einstellen von abgeschnittenen Blättern oder Blattspitzen in Wasser, welches so vorgenommen wurde, daß lediglich die frische

Schnittfläche eintauchte, führte nicht zur Ausscheidung von Wasser durch die Apikalorgane, auch dann nicht, wenn die Temperatur auf 30° C gehalten wurde und die Objekte sich im absolut feuchten Raum befanden. Versuche, die Flüssigkeitsausscheidung an abgeschnittenen Zweigen künstlich herbeizuführen durch Einsetzen derselben in ein U-Rohr und Einpressen von Wasser (durch eine in dem anderen Schenkel des Rohres befindliche Quecksilbersäule) mißlangen, weil die jungen Sproßachsen geflügelt vierkantig sind und sich nicht fest genug in Gummischläuche oder -Stopfen einsetzen ließen.

Nach dem Abschneiden sezernierender Blätter, Einstellen derselben in Wasser und Einbringen in eine feuchte Kammer, schienen einige Male die ausgeschiedenen Wassertropfen größer zu werden.

Da die Frage zu entscheiden war, ob die sezernierenden Apikalorgane Hydathoden oder extranuptiale Nektarien (siehe Koehne, *Flora Brasil.* Vol. XIII, 2. Teil, 1875, S. 346) sind, wurden die Sekrettropfen mikrochemisch geprüft. Zu diesem Zwecke wurden die Blätter entweder mit einem Objektträger betupft, so daß die Tropfen dort teilweise hängen blieben, oder das Sekret wurde mit einem spitzigen Filtrierpapierstreifen (Filterpapier für quantitative Zwecke) aufgenommen: die Fehlingsche Probe fiel stets negativ aus. Es ist daher anzunehmen, daß kein reduzierender Zucker ausgeschieden wird.

Bringt man das aus der Blattspitze herausgeschnittene Apikalorgan (Flächenschnitt) samt dem Tropfen unter das Mikroskop, so fällt die Probe mit α -Naphthol und Schwefelsäure negativ aus. Mit Fehlingscher Lösung erhält man keinen Niederschlag von Kupferoxydul, sondern nur eine starke Braunfärbung aller Gewebe von der Schnittstelle und den Blatträndern her. Die Sekretionsstelle selbst bleibt bis zuletzt farblos. Von der Schwiele, welche das Apikalorgan trägt, färben sich zuerst die peripherisch liegenden Schließzellen braun. Dasselbe Resultat wie mit Fehlingscher Lösung erhält man mit alkalischer Seignettesalzlösung oder mit verdünnter Natronlauge allein. Es zeigt sich also lediglich, daß Substanzen anwesend sind, die sich in alkalischer Lösung bräunen (aromatische bzw. gerbstoffartige Verbindungen). Die geringe Größe der ausgeschiedenen Sekrettropfen ermöglichte es nicht, weitere Reaktionen auszuführen.

Beim Eintrocknen der ausgeschiedenen Flüssigkeit bleibt kein erkennbarer Rückstand. Es kann also als erwiesen gelten, daß das Sekret keine wesentlichen Mengen irgendeiner Substanz gelöst enthält, und die Apikalorgane unter den oben angegebenen Umständen nicht als Nektarien, sondern als Hyda-

thoden funktionieren. Ferner ist so viel sicher, daß an den Versuchspflanzen die Ausscheidung nur so lange erfolgte, als die Epidermis oder später wenigstens deren geschrumpfte Reste noch den darunter befindlichen Hohlraum überdecken, also noch kein offener Porus vorhanden ist. Der Wasserdurchtritt aus diesem Hohlraum durch die Epidermis nach außen wird dadurch erleichtert, daß an der Ausscheidungsstelle, wie Seite 8 erwähnt, die Ausbildung der Kutikula so gut wie ganz unterbleibt.

Nach allem, was angeführt wurde, können die beschriebenen Apikalorgane von *Lafoensia pacari* zur Zeit des Austreibens der Pflanze Wasser ausscheiden.

Das Wasser wird durch den Blattmittelnerv der Blattspitze zugeführt, gelangt vom Leitbündelende in das direkt ansetzende, becherförmig das Apikalorgan umschließende „Tracheidensystem“ und von dort in das Epithem, das man ähnlich ausgebildet auch sonst unter den Hydathoden von Landpflanzen findet. Die Zellen dieses Gewebes geben die Flüssigkeit dann zunächst in den subepidermalen Hohlraum ab, und von dort gelangt sie durch die Epidermis, oder wenn deren Zellen schon kollabiert sind, durch die Reste derselben nach außen.

Wie die Abhebung der Epidermis mechanisch zustande kommt, ließ sich nicht ermitteln. Entweder wird diese durch das im Hohlraum gesammelte, unter Sekretionsdruck stehende Wasser nach außen gedrückt und reißt später unter diesem Druck, nachdem sie vielleicht wegen fortschreitender Kutinbildung auf ihrer Außenhaut weniger permeabel geworden ist und der Sekretion dann einen zu großen Widerstand leistet. Oder die Epidermis hebt sich deswegen ab, weil sie infolge ihres Wachstums, das stärker ist als das der hypodermalen Gewebe, den Anschluß an das Mesophyll nicht ganz beizubehalten vermag.

Die Abhebung erinnert in gewissem Sinne an die lokale Erhebung der Epidermis über den in Bildung begriffenen Atemhöhlen an den Blättern verschiedener Wasserpflanzen (*Limnanthemum Humboldtianum*) und von Farnen; vgl. Goebel: Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau, „Botanische Abhandlungen“, Heft 1, Jena 1922, S. 75. Was hier in kleinem Maßstabe erfolgt, vollzieht sich bei *Lafoensia* in größerem: schalenartige Aufwölbung der Epidermis, darunter schizogene Entstehung eines Hohlraums.

Bei Wasserpflanzen sind mehr oder weniger apikale Höhlungen, die zuletzt offen nach außen münden, ziemlich häufig. Weinrowsky¹⁾ be-

1) Untersuchungen über die Scheitelöffnungen bei Wasserpflanzen. Diss. Berlin 1898 (dort auch weitere Literatur).

schreibt z. B. das Zugrundegehen und Verschwinden einer beschränkten Anzahl von Epidermiszellen für die Blattspitze von *Potamogeton*, *Sagittaria*, *Alisma*, *Sparganium*, *Stratiotes*, *Hippuris*. Bei *Ceratophyllum* und *Myriophyllum* entsteht durch Schrumpfen des Anhangs an der Blattspitze eine Vertiefung. Bei anderen Pflanzen fallen nach demselben Autor wenigstens die zwei Schließzellen einer Wasserspalte aus: so bei *Callitriche*, *Ranunculus*-Arten, *Veronica anagallis*. Auch Borodin (Über den Bau der Blattspitze einiger Wasserpflanzen, Bot. Ztg. 28, 1870, S. 841 ff.) schildert „ephemere“ Spaltöffnungen am Blattrande von Wasserpflanzen, die „resorbiert“ werden sollen, so daß das darunterliegende kleinzellige Parenchym freiliegt. Alle diese Organe dienen nach Sauvageau (Sur les feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques, Paris 1891; weitere Arbeiten zitiert bei Haberlandt 1918, S. 501) und Weinrowsky unter normalen Verhältnissen der Wasserausscheidung. Bei manchen monokotylen Wasserpflanzen treten die Apikalapparate auf der Blattunterseite über dem Ende des Mittelnervs auf; häufig werden indes in diesen Fällen die subepidermalen Hohlräume — im Gegensatz zu denen von *Lafoensia* — noch von der ungerissenen Kutikula überspannt, außerdem fehlt dort ein Epithem und vielfach ragen zahlreiche Tracheidenenden pinselartig in den Hohlraum hinein. Vgl. Porsch in Schneiders Handwörterbuch der Botanik, 2. Auflage, Leipzig 1917, S. 323 und Weinrowsky.

Alle oben beschriebenen Versuche sind mit *Lafoensia pacari* angestellt worden. Daß bei den übrigen *Lafoensia*-Arten mit der unten erwähnten Ausnahme das Apikalorgan zunächst als Hydathode funktioniert, darf man mit Rücksicht auf die übereinstimmende Entwicklung und den sehr ähnlichen Bau wohl mit Sicherheit annehmen.

Sicher anders verhält sich, wie aus dem anatomischen Bau zu schließen ist, *L. nummulariifolia*. Von den dort vorhandenen „Krypten“ ist nicht zu erwarten, daß sie als Hydathoden funktionieren. (Vgl. S. 12 und Fig. 4C.) Bei typischen Landpflanzen scheinen Organe, die in der beschriebenen Art zuletzt einen Gang in der Blattfläche darstellen, sehr selten vorzukommen. Mildbraed (*Stylidiaceae*, Pflanzenreich IV, Lief. 278, S. 7, 1908) bildet ein Blatt von *Forstera sedifolia* L. f. ab, welche einen allerdings sehr kleinen, subapikalen Porus — jedoch auf der Blattoberseite — aufweist. Es heißt dort: „Das Ganze hat die größte Ähnlichkeit mit den Apikalöffnungen monokotyler Wasserpflanzen und steht in einem auffallenden Gegensatz zu dem xerophytischen Gepräge der

Epidermis.“ Die Hydathodenfunktion des Organs ist von Mildbraed aus der Struktur — es endigt ein Tracheidenstrang an der Basis des Kanals — erschlossen. Die Untersuchung von *Forstera Bidwillii* Hook. fil., einer mit *F. sedifolia* sehr nahe verwandten Art, ferner von *F. tenella* Hook. fil. ergab folgendes: der Porus stellt hier eine Öffnung zwischen den zwei Zellen einer typischen Wasserspalte dar. (Gelegentlich liegen auch zwei Wasserspalten über dem Kanal dicht nebeneinander.) Ein derartiges Organ wird indes vielfach bei Dikotylen angetroffen.

Die subapikalen Hydathoden von *Lafoensia* unterscheiden sich von denen anderer Landpflanzen, z. B. *Urtica*, *Fuchsia*, *Oenothera*, *Linaria*, *Lythrum*, *Crassula*, *Ficus*¹⁾, dadurch, daß die wasserausscheidende Fläche keine Wasserspalten oder Spaltöffnungen trägt.

Auch an den Spitzen der Blätter von Keimpflanzen mancher Gramineen finden sich regelmäßig Öffnungen in Gestalt von Rissen. Aus ihnen werden Wassertropfen herausgepreßt. Die Risse entstehen nach de Bary (Vergl. Anatomie, 1877, S. 57) durch unregelmäßiges Einreißen der anfangs kapuzenförmigen Spitze des Blattes, wenn dieses bei seiner Entfaltung sich flach ausbreitet; nach Haberlandt (Physiol. Anatomie 1918, S. 462) sind jedoch an den Scheidenblättern solcher Keimlinge Wasserspalten über dem Hohlraum vorhanden.

Daß gelegentlich Tiere in den subapikalen Hohlräumen der Blätter von *Laf. acuminata* und *emarginata* sich finden, wurde bereits erwähnt. Jedenfalls sind die Hohlräume aber weder von diesen Tieren verursacht, noch dienen sie ihnen als regelmäßige Behausung. Die Apikalorgane von *Lafoensia* sind weder Gallbildungen noch Akarodomatien.

Daß in dem Entwicklungsstadium, in welchem ein nach außen mündender Hohlraum vorliegt, noch Wasser ausgeschieden werden kann, ist wohl ausgeschlossen: das Epithem ist mittlerweile abgestorben und macht jetzt nicht mehr den Eindruck eines wasserleitenden, sondern eines wundverschließenden Gewebes, welches die ehemalige Hydathode gegen das Mesophyll abgrenzt. Das Blatt wird so vor einem durch den offenen Porus drohenden übermäßigen Wasserverlust geschützt sein. Doch konnte diese Frage nicht näher geprüft werden, weil unsere Gewächshauspflanzen so weit in der Entwicklung vorgeschrittene Apikalorgane niemals aufwiesen.

1) Vgl. Minden, M. v.: Beiträge zur anatomischen und physiologischen Kenntnis wassersezernierender Organe. Bibl. Botan., Heft 46, 1899; ferner Volkens, G.: Über Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen. Jahrb. d. K. botan. Gartens Berlin, Bd. II, 1883, S. 166—209.

Zusammenfassung.

Das Apikalorgan von *Lafoensia pacari* und höchstwahrscheinlich auch das der anderen Arten, mit Ausnahme von *L. nummulariifolia*, funktioniert zunächst als Hydathode.

Die Wasserausscheidung erfolgt durch die spaltöffnungs- und wasserspaltentreie, mit einer zarten Kutikula versehene Epidermis hindurch und beschränkt sich bei den Gewächshauspflanzen auf die jungen Blätter während des stärksten Austreibens.

Später vergrößert sich der anfangs kleine Hohlraum des Organs in eigenartiger Weise zu einer meist langgestreckten Höhlung, deren Ausgang nach Zerreißen der Epidermis freigelegt wird und als Porus erscheint.

Bei *L. nummulariifolia* besteht nur eine Einsenkung; Höhlung und Porus fehlen. Die Kutikula ist hier überall gleich stark; Wasserausscheidung erscheint ausgeschlossen.

Koehnes Einteilung des Subgenus II *Calypsectus* in 2 Gruppen (mit und ohne Porus im Apikalorgan) ist nicht berechtigt, da auch bei *L. acuminata* ein Porus vorhanden ist.

Es handelt sich bei den Apikalorganen sämtlicher *Lafoensia*-Arten weder um Gallbildungen noch um Akarodomatien oder extraflorale Nektarien.

Zur physiologischen Anatomie der Mittelzelle drüsiger Gebilde

von Kurt Schrödter.

Mit 55 Figuren im Text.

Inhalt.

	Seite
I. Einleitung	20
II. Material und Technik	20
III. Die Haargebilde	21
IV. Aussehen der mit der Mittelzelle ausgestatteten Trichome	22
V. Anatomie der Trichome	25
A. Die Membranen	25
1. Vorprüfung	25
2. Zellulose	25
3. Verholzung	26
4. Verkorkung	27
5. Verholzung und Verkorkung der Mittelzellmembranen in der Entwicklung der Haargebilde	29
6. Zusammenfassung	32
B. Der Zellinhalt	32
1. Das Protoplasma	32
2. Verhalten des Protoplasmas bei Plasmolyse	34
3. Der Protoplasmastrang in der Entwicklung der Trichome	36
4. Die Zellkerne	37
5. Vorkommen der Stärke	38
6. Zucker	38
7. Fette	39
8. Ätherische Öle	40
9. Zusammenfassung	40
VI. Zur Kenntnis der Sekretion	40
VII. Das osmotische Verhalten der Haargebilde	42
A. Das Fortschreiten der Plasmolyse im Haar	42
B. Bestimmung der osmotischen Werte	49
C. Die Turgordehnung der Membran	52
D. Turgeszenz und Saugkraft der Haare	56
a) Zustand der Turgeszenz	56
b) Saugkraft	58
b ₁ Methodik	58
b ₂ Ermittelte Werte	60
b ₃ Ergebnisse und Folgerungen	62
VIII. Aufnahme von Farbstoff- und Salzlösungen	64
IX. Funktion der Mittelzelle	66
X. Über weitere Vorkommnisse der Mittelzelle	69
XI. Mittelzelle und Endodermis	76
1. Die Membranen	77
2. Protoplasma und Inhaltsstoffe	79
3. Physiologisches Verhalten	80
XII. Zusammenfassung der Hauptergebnisse	83
Literatur	84

I. Einleitung.

Die folgenden Untersuchungen wurden eingeleitet in der Absicht, festzustellen, ob für die charakteristische Zellschicht der Drüsengebilde sämtlicher insektivorer Pflanzen, welche von Goebel (S. 57 ff.) „Mittelschicht“ bzw. „Mittelzelle“ genannt worden ist, Homologien bei drüsigen Gebilden anderer Pflanzengruppen, die bestimmt nicht insektivor sind, zu finden seien. Mein Weg führte mich sehr bald anders, nachdem ich bei einigen Cucurbitaceen in gewissen Haaren Zellen festgestellt hatte, die, wie es schien, sich in nichts von der Mittelzelle etwa eines Droseratentakels oder einer verdauenden Drüse von *Pinguicula* unterschieden. Als ich überdies in der Literatur zerstreute Anhaltspunkte, ja zum Teil direkte Mitteilungen, wenn auch beiläufiger Art, in bezug auf diesen Gegenstand bemerkte, so daß auf diese Weise Material aus verschiedenen Pflanzenfamilien vorlag, mußte ich jetzt vielmehr versuchen, die anatomischen Kenntnisse über die Mittelzelle zu vertiefen und ihre physiologische Funktion zu erfassen.

Die Cucurbitaceen boten ein günstiges Objekt. Zudem war das Vorkommen der Mittelzelle bei ihnen bis dahin unbekannt, wenn schon F. Zimmermann (S. 169 ff.) nicht entgangen ist, daß gewisse Drüsenhaare eine unterschiedliche Zelle nach der Behandlung mit Chloralhydrat aufweisen.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Halle ausgeführt.

Die Anregung dazu erhielt ich von Herrn Privatdozenten Dr. Günther Schmid. Es ist mir eine angenehme Pflicht, ihm, sowie Herrn Professor Dr. G. Karsten, für die vielfachen Ratschläge bei der Ausführung der Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Dr. Ulbrich, Kustos am Botanischen Museum in Berlin-Dahlem, bin ich für die Besorgung von Samenmaterial zu großem Danke verpflichtet.

II. Material und Technik.

Als Untersuchungsmaterial dienten teils im Freien, teils in Warmhäusern des Botanischen Instituts der Universität Halle gezogene Cucurbitaceen. Es standen mir folgende Formen zur Verfügung:

Cucumis sativus, *Cucumis sativus* var. *usambarensis*, *Cucurbita pepo*, *Melothria pallidinervia*, *Coccinia Engleri*, *Luffa cylindrica*, *Luffa marilandica*, *Citrullus Colocynthis*, *Benincasa cerifera*, *Benincasa hispida*, *Trichosanthes Anguina*, *Momordica Charantia*, *Lagenaria indica*, *Coccinia*

buikoensis, *Coccinia kilimaniarica*. Als besonders geeignet zeigten sich: *Cucumis*, *Luffa*, *Citrullus*, *Benincasa* und *Trichosanthes*. Das ziemlich schwer zu beschaffende Samenmaterial ist mir zum größten Teil von Herrn Dr. Ulbrich, Kustos am Botanischen Museum in Berlin-Dahlem, besorgt worden.

Für die mikrochemischen Untersuchungen wurden Querschnitte durch die die Haare tragenden Blätter und Blüten hergestellt, oder es wurden Teile der Epidermis mit einer Pinzette abgezogen. An solchen Präparaten befand sich dann in der Regel eine größere Anzahl von Trichomen. Dies hatte einerseits den Vorteil, daß man die Wirkung der Reagentien gleichzeitig an mehreren Haargebilden studieren konnte, andererseits aber auch den Nachteil, daß beim Wechsel der Reagentien und bei Messungen es oft schwer fiel, in der Fülle der gleichartigen Haargebilde ein und dasselbe Haar dauernd zu fixieren.

III. Die Haargebilde.

Trichome sind bei der Familie der Cucurbitaceen sehr verbreitet. Sie kommen sowohl auf den vegetativen als auch reproduktiven Organen vor und sind mannigfach gestaltet.

Es liegen Untersuchungen über die Behaarung der in Japan wildwachsenden und kultivierten Cucurbitaceen von Yasuda (42) vor. Dieser Autor unterscheidet bei den auf Stengeln und Laubblättern vorkommenden Haaren folgende vier Arten:

1. scharf zugespitzte konische Haare,
2. stumpf endigende konische Haare,
3. kurzgestielte Drüsenhaare,
4. langgestielte Drüsenhaare.

Zimmermann, welcher neben der Form auch die physiologische Funktion bei seiner Einteilung berücksichtigt, unterscheidet:

1. Köpfchenhaare,
2. sezernierende Haare,
3. Explosionshaare,
4. wasserhaltende Haare,
5. hakenförmig gekrümmte Haare (Pseudokletterhaare).

Besonders groß ist der Formenreichtum der Trichome bei den Blüten. Viele sind langgestreckte, bandförmige Gebilde mit stumpfen oder auch scharf zugespitzten Endzellen; andere lassen deutlich eine Gliederung in Stiel und Köpfchen erkennen. Diese Köpfchen können ein- oder vielzellig sein. Bei einigen Arten haben die einzelnen Zellen

des Stieles papillenartige Ausstülpungen. Oft kommt es vor, daß vielzellige Haare oben eine geweihartige Verästelung von bizarrem Aussehen besitzen.

Unter diesen vielen Formen gibt es nun eine Gruppe, deren Angehörige — obschon ebenfalls von verschiedener Gestalt — das Gemeinsame aufweisen, daß sie zwischen Stiel und Köpfchen die schon in der Einleitung erwähnte besondere Zelle besitzen, die ich als „Mittelzelle“ bezeichnen will, da sie ein Analogon der Goebelschen Mittelschicht bzw. der Mittelzelle der Insektivoren darstellt. Die „Mittelzelle“ ist im mikroskopischen Bilde zunächst nicht ohne weiteres zu erkennen, sondern ihr Vorkommen muß erst durch Reagentien erschlossen werden.

IV. Aussehen der mit der „Mittelzelle“ ausgestatteten Trichome.

Bei keiner mir zur Verfügung stehenden Art fehlen die Haargebilde mit „Mittelzelle“ auf den vegetativen Organen, namentlich junge Pflanzen sind reich daran. Sie begleiten besonders die Blattnerven. Im Gegensatz zu den Haaren der Blüten Teile sind sie bei allen Arten vollständig gleich gebaut. Ihre äußere Form zeigt einen mehrzelligen Stiel und ein Köpfchen. Die Köpfchenzellen lassen oft einen körnigen Inhalt erkennen, während die Stielzellen und besonders die Mittelzelle hyalin erscheinen. Der Stiel ist gebogen und das Köpfchen infolgedessen den Nervensträngen leicht angedrückt. Als Typus kann das nebenstehende Trichom von einem Blatt von *Trichosanthes Anguina* Mich. gelten.

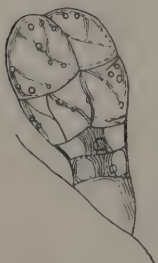


Fig. 1.

Haar vom Blatt
von *Trichosanthes*
Anguina Mich. 152/1

Die mit einer Mittelzelle ausgerüsteten Haargebilde der Blüten gehören sehr verschiedenen Gestaltungen an. Zwar bilden solche vom Typus der Köpfchenhaare die Norm. Doch kommen auch andere vor, die eine Gliederung in Stiel und Köpfchen vermissen lassen. Sie sitzen auf den Kronblättern, entweder auf den Spreiten selbst oder auf der von ihnen gebildeten Kronröhre. Die untersuchten Arten will ich näher schildern.

1. *Cucumis sativus* L.

Bei dieser Cucurbitacee stellen die mit einer Mittelzelle versehenen Trichome einen ziemlich langgestreckten Zellverband dar. Man kann bei ihnen deutlich zwei Formen unterscheiden, nämlich solche,

bei denen die Stielzellen mit papillenartigen Ausstülpungen versehen sind, und solche ohne diese. Beide Formen scheinen ineinander überzugehen. Während in der Kelchröhre der Blumenkrone Haare mit recht deutlichen Papillen anzutreffen sind, befinden sich am Grunde der Blumenblattspreiten Haare mit weniger deutlichen Papillen, und die auf den Spreiten selbst sitzenden Trichome haben vollständig glatte Wände.

Das Nähere ergibt sich aus nachfolgenden Zeichnungen:



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.

Fig. 2—5. Haare der Blüten von *Cucumis sativus* L.

Fig. 2 aus der Kelchröhre, Fig. 3 vom Ansatz der Blütenblätter, Fig. 4 von der Basis der Blumenblattspreite, Fig. 5 der Blumenblattmitte.

2. *Luffa cylindrica* L.

Am Eingange zu den Nektarien befinden sich zwei Arten von Trichomen, welche die Mittelzelle besitzen. Die eine Art ist kürzer und trägt ein längliches, mehrgliedriges Köpfchen. Die andere Art ist sehr langgestreckt, und es läßt sich eine Gliederung in Stiel und Köpfchen kaum erkennen (Fig. 6). Auffallend ist, daß periodisch breitere und schmalere Zellen wechseln. Bei der ersten Form ist die Mittelzelle leicht aufzufinden, da sie eine halsartige Einschnürung bildet. Beim zweiten Typus geht der Stiel ohne diese Einschnürung in das Köpfchen über. Der Inhalt des Köpfchens und des Stieles ist oft recht körnig.

3. *Trichosanthes Anguina* Mich.

Die Blütenblätter dieser Cucurbitaceae sind in ihrem unteren Teile zu einer Röhre verwachsen. Sie sind rein weiß und ihre Ränder federartig ausgefranst. Da sie zart und durchsichtig sind, bilden sie ein gutes Untersuchungsmaterial. Fig. 7 zeigt eine solche Blüte in natürlicher Größe.

Unten in der Blütenröhre (Fig. 7 bei 1) sitzen lange, perlschnur-artige Haargebilde. Die Fußzelle ist häufig gespalten, es sind dann zwei Fäden ausgebildet, von denen der eine länger ist als der andere (Fig. 8).



Fig. 6.

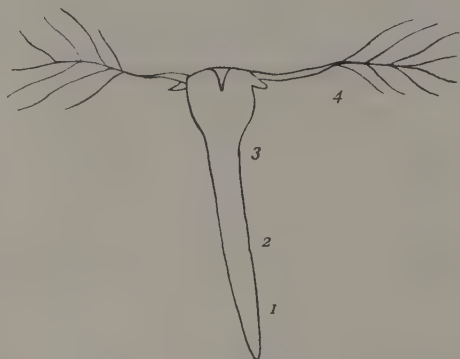


Fig. 7.

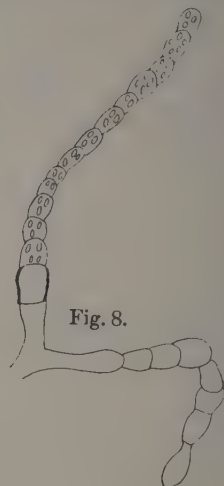


Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.

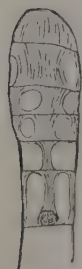


Fig. 13.



Fig. 14.

Fig. 6. Haar aus der Blüte von *Luffa cylindrica* L.

Fig. 7. Blüte von *Trichosanthes* Mich.

Fig. 8—12. Drüsenhaare aus der Blüte von *Trichosanthes Anguina*.

Fig. 13. Trichom aus der Blüte von *Benincasa cerifera* (vom Stiel nur 2 Zellen gezeichnet). 86/1

Fig. 14. Trichom von *Citrullus Colocynthis* L. 86/1

In der Blütenröhre weiter nach oben (Fig. 7 bei 2) befinden sich Trichome, wie sie Fig. 9 und 10 darstellen. Sie besitzen einen langen Stiel und ein mehrzelliges Köpfchen und sind sehr zart und durchscheinend.

In der Kelchausbuchtung (Fig. 7 bei 3) sitzen breitere, kurzgestielte Drüsenhaare, die schließlich auf den Blumenblattspreiten (Fig. 7 bei 4) in einen noch kräftigeren Typus übergehen (Fig. 12).

4. *Benincasa cerifera* L.

Die mit einer Mittelzelle versehenen Drüsenhaare dieser Cucurbitacee sitzen namentlich auf den Blütenblättern am Grunde der Spreiten. Ihr Stiel besteht aus sehr langgestreckten Zellen, in denen sich viele gelbe Chromatophoren befinden. Das Weitere ergibt sich aus der weiter unten stehenden Abbildung (Fig. 13).

5. *Citrullus Colocynthis* L.

Die Drüsenhaare von *Citrullus Colocynthis* bieten keine Besonderheit, so daß die nebenstehende Abbildung zur Orientierung genügen dürfte (Fig. 14).

V. Anatomie der Trichome.

A. die Membranen.

1. Vorprüfung.

Da die Mittelzelle nicht ohne weiteres erkannt werden kann, muß man sie erst durch Reagentien ermitteln. Mit Chloralhydrat aufgehellte und längere Zeit darin liegen gelassen, erscheinen die Zellen des Stieles und Köpfchens stark aufgequollen, während die Mittelzelle in ihrer Form unverändert bleibt, sich aber als stark lichtbrechend von den anderen Zellen abhebt.

In starker Salzsäure werden die Stiel- und Köpfchenzellen schnell zusammengedrückt, die Mittelzelle dagegen bleibt unverändert.

Mit konzentrierter Schwefelsäure behandelt, tritt eine Bräunung der Membran der Mittelzelle ein, und ihre Seitenwände stellen sich im mikroskopischen Bilde als schwärzliche Striche dar, während die anderen Zellwände ungefärbt bleiben.

Nachdem diese Reagentien gezeigt hatten, daß sich diese Zelle im allgemeinen von den übrigen Zellen der Trichome unterschied, wurde zur systematischen Untersuchung der Membran geschritten.

2. Zellulose.

1. Als Reagens wurde Jod-Schwefelsäure angewandt, und zwar ein Gemisch von 2 Teilen Schwefelsäure in 2 Teilen Wasser und eine Lösung von $\frac{1}{2}$ % Jod in $1\frac{1}{2}$ % Jodkalium.

Die Präparate wurden etwa $\frac{1}{2}$ —1 Stunde in der Jodlösung gelassen, dann in einem Tropfen Schwefelsäure untersucht.

Es dauert ziemlich lange, bis eine Reaktion eintritt. Die Köpfchen sind alsdann stark plasmolysiert, ihr Inhalt braun, fast schwarz gefärbt. Die äußere Lamelle der seitlichen Membranen von Stiel- und Köpfchen-

zellen ist farblos, ihre Innenlamelle dagegen schön blau gefärbt. Die Blaufärbung ist im Stiel stärker als im Köpfchen. Die farblose äußere Lamelle des Stieles hebt sich als verbogenes Band ab. Die Mittelzelle läßt keine Plasmolyse erkennen, ihre Zellwände sind rein-gelb. Ein Unterschied einer Innen- und Außenlamelle ist hier nicht zu erkennen. Die Quermembranen zeigen bei allen Zellen, auch der Mittelzelle, eine blaue Färbung.

2. Da sich auch Hemizellulose mit Jod-Schwefelsäure blau färbt, nahm ich eine Reinigung der Membran nach einem von Tunmann (S. 551 ff. und 546 ff.) angegebenen Verfahren vor. Die Schnitte wurden mehrere Stunden in 5 %iger KOH-Lösung liegen gelassen, dann ausgewaschen, einen Tag lang in Eau de Javelle gelegt und wieder ausgewaschen. Dann kamen sie etwa eine Stunde in Jodwasser und wurden hierauf in einem Tropfen Schwefelsäure untersucht. Das Ergebnis war dasselbe wie unter 1., nur zeigte sich die Reaktion viel deutlicher und schöner.

3. wurde als Reagens auf Zellulose Chlorzinkjod verwandt (25 g Chlorzink, 8,0 g Kalium-Jodid, 1,5 g J, 8,0 g Wasser). Auch hier zeigte sich, daß die Innenlamelle der Stielzellen stark, der Köpfchenzellen weniger stark blau gefärbt war. Die Längsmembranen der Mittelzellen sind dagegen hellgelb gefärbt.

4. Die bekannte Schweizersche Kupferoxydammoniakmethode, welche in der von De Toni¹⁾ abgeänderten Form angewandt wurde (20 g reines Kupfersulfat wurde mit 2 g Natriumhydroxyd in einigen Tropfen Wasser gelöst und 30 g Ammoniak zugegeben und das Ganze dann durch Glaswolle filtriert), ergab ebenfalls, daß die Stiel- und Köpfchenzellen Zellulose führen.

Die Schnitte blieben 5 Tage in der Lösung liegen und wurden dann mit anderen nichtbehandelten Haaren verglichen. Eine Änderung in der Stärke der Membran war kaum wahrzunehmen, doch versagten jetzt die Reagentien unter 1. und 2. überall, ein Zeichen, daß die Zellulose aus den Zellwänden herausgelöst sein mußte.

Also enthalten die Stiel- und Köpfchenzellen in ihren Längs- und Quermembranen Zellulose, während diese in den Längsmembranen der Mittelzelle vollkommen fehlt.

3. Verholzung.

Schon die stärkere Lichtbrechung der Mittelzelle ließ vermuten, daß wir es mit verholzten Wänden zu tun haben. Diese Vermutung wurde auch bestätigt.

1) Entnommen Tunmann (S. 46).

Bei gekreuzten Nikols leuchtete die Mittelzelle — also offenbar deren Membran — im dunkeln Felde auf und zeigte ein helles Kreuz, was ich bei den Zellen des Köpfchens und des Stieles nicht feststellen konnte.

Mit Phlorogluzin und Salzsäure erhielt ich eine Rotfärbung dieser Zelle, nie eine solche der übrigen Teile des Haares.

Die Färbung mit Anilinsulfat war zwar sehr schwach, aber deutlich.

In konzentrierter Schwefelsäure wurden die Längswände der Mittelzelle nicht aufgelöst, doch die Quermembranen.

4. Verkorkung.

1. Konzentrierte Schwefelsäure. Die Köpfchen und Stielzellen dehnen sich sehr stark, die Dimensionen der Mittelzelle bleiben unverändert, was ich durch Messungen vor und nach der Einwirkung der Schwefelsäure leicht feststellen konnte. Die Querwände aller Zellen quellen stark und werden schließlich ganz aufgelöst. Die Innenlamelle der Köpfchen- und Stielzellen wird ebenfalls gelöst, nur die äußere Lamelle bleibt als dünnes Häutchen (Kutikula) zurück. Die Mittelzelle hebt sich als graues Gebilde von den übrigen Zellen ab, ihre Längswände sind dunkel, fast schwarz gefärbt, eine Quellung und Auflösung tritt nicht ein.

2. Konzentrierte Chromsäure. Zur weiteren Prüfung auf Kork benutzte ich die von v. Höhnelt angewandte Chromsäurereaktion. Die Schnitte kamen unter dem Deckglas in einen Tropfen Säure, die Veränderung der Membran wurde dauernd beobachtet. Da diese Beobachtung durch die Bildung von Gasblasen erschwert wurde, sog ich von Zeit zu Zeit die Chromsäure mit Wasser weg und ersetzte sie dann wieder. Die Membran der Mittelzelle widerstand der Einwirkung ganz energisch. Bei den Stiel- und Köpfchenzellen hob sich die äußere Lamelle (Kutikula) von der innen aufgequollenen Schicht deutlich ab, und sie erschien stark verbogen. Die Längswände der Mittelzelle ließen dagegen eine solche Verbiegung und Abhebung nicht erkennen.

Wenn ich vor der Einwirkung der Chromsäure die Präparate längere Zeit in Eau de Javelle gelegt hatte, so fand ich, daß die Wände der Mittelzelle oft aufgelöst wurden. Ich komme auf diesen Punkt noch später einmal zu sprechen.

3. Als Färbemittel dienten die bekannten Fettfarbstoffe. Um die Farbkraft des Holzes zu zerstören, wurden die Schnitte längere Zeit (bis 2 Tage) in Eau de Javelle gelegt, in 1%iger Salzsäure ausgewaschen, mit Sudan III gefärbt und mit Glycerinwasser ausgewaschen.

Die äußere Lamelle der Längsmembran der Stiel- und Köpfchenzellen war stark braunrot gefärbt. Sie setzte deutlich von der inneren Zelluloselamelle ab. Die Längswände der Mittelzelle zeigten dagegen nur eine schwach rötlich-gelbe Tönung, ein Unterschied von Schichten gab sich nicht zu erkennen.

Sehr charakteristisch für die Unterscheidung der Mittelzelle von den übrigen Zellen des Haares ist die von Tison (S. 454) zur Feststellung von Kork empfohlene Färbung mit Gentianaviolett. Das Verfahren ist folgendes: Die Schnitte werden 2—3 Tage in Eau de Javelle gelegt. Nach dem Auswaschen in Wasser oder Alkohol kommen sie kurze Zeit in die Farbstofflösung, darauf werden sie mit 5%iger Salzsäure gut abgespült und in Glycerin untersucht.

Während keine einzige Zelle des Haares in den Membranen auch nur Spuren einer Färbung zeigt, wird die Mittelzelle tief violett gefärbt, besonders ihre seitlichen Membranen.

Ein analoges Ergebnis erhielt ich mit Malachitgrün, einer Färbung, die von Bäseke (2) zur Feststellung von Kork empfohlen wird.

4. In Kupferoxydammoniak (s. S. 26) wurden die Querswände sämtlicher Zellen gelöst, die Längswände der Mittelzelle blieben ungelöst, desgleichen blieb die äußere Lamelle der Stiel- und Köpfchenzellen als zusammenhängendes Band zurück.

5. Da die Korkstoffe auch leicht Jod speichern und dann bräunlich erscheinen, brachte ich mit Eau de Javelle gereinigte Präparate zunächst in Jod-Schwefelsäure und untersuchte sie dann in Chlorzinkjod. Die äußere Lamelle der Stiel- und Köpfchenzellen färbte sich stark bräunlich, die Längsmembran der Mittelzelle zeigte dagegen eine mehr gelbe Färbung.

Diese Reaktionen zeigen, daß die Korkstoffe, die in den Membranen der Mittelzelle vorkommen, von denen der Kutikula der übrigen Zellen verschieden sein müssen, denn die Sudan- und Jodreaktion ist bei der Mittelzelle sehr schwach, während die Färbung mit Gentianaviolett und Malachitgrün bei der äußeren Lamelle des Stiels und des Köpfchens nicht eintritt. Diese Tatsache ist leicht verständlich, wenn man daran denkt, daß als „Kork“ Stoffe von verschiedenen chemischen und physikalischen Eigenschaften bezeichnet werden. In der Literatur (De Bary, v. Höhnel, Wisselingh) teilt man sie in der Regel ein in „Wachs“, „Kutin“ und „Suberin“: De Bary und v. Höhnel sehen als Wachs solche Stoffe an, die aus den verkorkten und kutinisierten Lamellen in siedendem Wasser ausschmelzen und durch Alkohol, Chloroform und Äther herausgelöst werden. Als Kutin und Suberin

bezeichnet man solche fettartigen Stoffe in den Lamellen, die auf diese Weise nicht entfernt werden können. Die fettartigen Substanzen der Epidermis heißen in der Regel Kutin, die des Korkes und der Endodermiszellen Suberin.

Auch hat van Wisselingh (S. 15 u. 20) nachgewiesen, daß sehr oft bei ein und derselben Pflanze Kutikula und kutinisierte Lamellen gegen die Einwirkung von Kalilauge und hocherhitztem Glycerin ein verschiedenes Verhalten zeigen. In der Regel werden die in den kutinisierten Lamellen enthaltenen fetthaltigen Substanzen von Kalilauge-Glycerin schneller angegriffen als die in der Kutikula enthaltenen (l. c. S. 23).

Bei meinen Untersuchungen fand ich, daß die äußere Lamelle der Längsmembran der Köpfchen- und Stielzellen bei den Reaktionen auf Kork sich genau so verhielt wie die Kutikula der Epidermiszellen, und daß die Wände der Mittelzelle in erhitztem Glycerin leichter aufgelöst werden. Die Korkstoffe der Stiel- und Köpfchenzellmembranen sind deshalb wohl Kutin, während die der Mittelzelle als Suberin anzusprechen sind.

5. Verholzung und Verkorkung der Mittelzellmembran in der Entwicklung der Haargebilde.

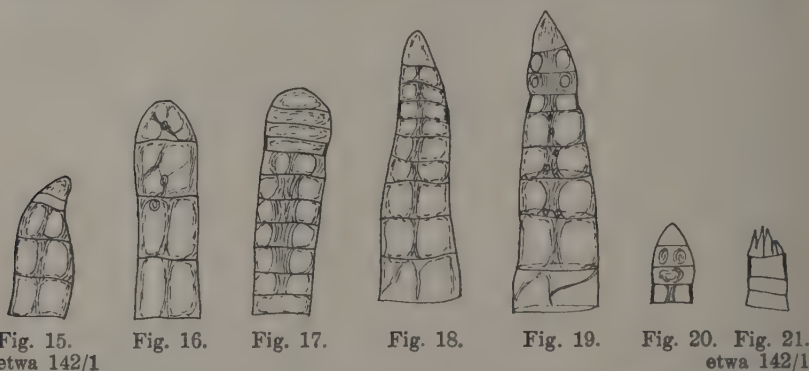
Die Mittelzelle ergab einerseits eine Holz-, andererseits eine Korkreaktion, deren Stärke sehr verschieden ausfallen konnte; bald überwog die eine, bald die andere. Ja, es kam vor, daß die Reaktionen auf den einen Stoff ganz ausfielen. Deshalb war es nötig, festzustellen, wann die Substanzen in der Membran auftreten und wo sie gegebenenfalls liegen.

Die Entwicklung der Zellmembran der Mittelzelle verfolgte ich bei *Cucumis sativus*, *Berincasa cerifera* und *Luffa cylindrica*. Da die Ergebnisse dieselben waren, will ich nur *Cucumis sativus* näher besprechen.

An Querschnitten von jungen, noch nicht aufgebrochenen Blüten fand ich zwischen vollständig entwickelten Haaren solche, bei welchen eine Differenzierung in Stiel und Köpfchen noch nicht eingetreten war. Sie bestehen dann aus vier bis fünf übereinander liegenden Zellen mit gelben Chromatophoren, nur die Endzelle ist farblos und vollständig hyalin (Fig. 15). Dann streckt sich der Zellverband und wird etwas breiter und inhaltsreicher. Eine Reaktion auf Holz ist noch nicht zu erhalten (Fig. 16).

Auf einem älteren Stadium nehmen die oberen Zellen eine köpfchenartige Gestalt an. Die Mittelzelle ist äußerlich noch nicht von den übrigen Zellen zu unterscheiden, nur eine Rötung der Längswände nach Behandlung mit Phlorogluzin und Salzsäure deutet ihre Lage an (Fig. 17 u. 18). Auf einer späteren Entwicklungsstufe ist die Mittelzelle im mikroskopischen Bilde schon äußerlich zu erkennen, insofern sie eine halsartige Einschnürung im Verlaufe des Haarzellverbandes bildet. Jetzt färbt sich die ganze Zellmembran mit Phlorogluzin und Salzsäure rot (Fig. 19).

Schon auf dieser Entwicklungsstufe zeigt sich die Membran der Mittelzelle sehr resistent gegen konzentrierte Schwefel- und Chromsäure. Sie wird nämlich von ersterer überhaupt nicht und von letzterer nur dann gelöst, wenn die Präparate längere Zeit in Eau de Javelle gelegen haben. Es müssen also schon in diesem Stadium in der



Membran Stoffe vorhanden sein, welche eine Lösung mit diesen Säuren erschweren, die aber in Eau de Javelle aus der Membran herausgelöst oder chemisch verändert werden. Welcher Art diese Stoffe sind, konnte nicht festgestellt werden. Eine Färbung mit Sudan III oder Gentianaviolett ist in diesem Entwicklungsstadium noch nicht erhältlich. Die Membranen führen noch keine Korkstoffe. Die Mittelzelle befindet sich im Primärstadium.

Bei Haaren von älteren, aufgebrochenen Blüten läßt sich die seitliche Membran der Mittelzelle selbst nach vorheriger Mazeration mit Eau de Javelle durch konzentrierte Schwefel- und Chromsäure nicht mehr vollständig auflösen. Dagegen erhält man mit Sudan III eine schwach gelblich-rote Tönung, mit Gentianaviolett und Malachitgrün eine starke Violett- bzw. Grünfärbung. In diesem Stadium muß also Suberin in die Längsmembran der Mittelzelle eingelagert sein. Ich will dieses Stadium als „Sekundärstadium“ bezeichnen.

Auf noch älteren, schon im Verwelken begriffenen Blüten gibt es Trichome, bei denen die Seitenmembranen der Mittelzelle nur noch eine schwache Holzreaktion mit Phlorogluzin und Salzsäure geben. Dagegen ist dann die an das Köpfchen grenzende Quermembran bei manchen Haargebilden gerötet. Konzentrierte Schwefel- und Chromsäure verändern die seitlichen Membranen kaum noch, während die Quermembranen gelöst werden. In diesem Stadium scheint die Korkreaktion die Holzreaktion zu überwiegen. Die Mittelzelle ist in das Tertiärstadium getreten (Fig. 20 u. 21).

Erwähnen muß ich an dieser Stelle eine Reaktion, welche sehr scharf und charakteristisch ist. Wenn ich nämlich bei der Phlorogluzinreaktion auf Holz statt der Salzsäure konzentrierte Schwefelsäure anwandte, wurde die Rotfärbung der Mittelzelle in allen Stadien, besonders aber im Sekundär- und Tertiärstadium ganz hervorragend deutlich. Wahrscheinlich löst die Schwefelsäure aus dem Holz Substanzen heraus, welche die Holzreaktion mit Salzsäure nicht so deutlich hervortreten lassen. Diese Phlorogluzin-Schwefelsäurereaktion eignete sich durch ihre Schärfe besonders dazu, festzustellen, ob bei den Haargebilden eine Mittelzelle vorkommt oder nicht.

Die Längsmembranen der Zellen des Stieles und des Köpfchens ließen bei den einzelnen Reaktionen (Sudan III) eine innere und äußere Lamelle leicht erkennen, weil sie scharf abgegrenzt waren. Bei der Mittelzelle dagegen konnte ich in keinem Stadium und bei keiner Reaktion eine solche Abgrenzung von zwei Lamellen wahrnehmen. Es war deshalb schwer festzustellen, wo die Holz- und Korksubstanzen in der seitlichen Mittelzellmembran liegen. Nur durch die angegebene Phlorogluzin-Schwefelsäurereaktion konnte ich im Sekundär- und Tertiärstadium ihre Lage annähernd bestimmen. Es zeigte sich nämlich, daß bei dieser Reaktion der innere Rand der Längsmembran der Mittelzelle rot, der äußere dagegen dunkelbraun erschien. Die Rötung des Innenrandes der Membran kann wohl nur von den hier liegenden Holzsubstanzen, die Bräunung des Außenrandes von Korkstoffen herrühren. Diese Rotfärbung hielt nicht lange an, was sich daraus erklärt, daß konzentrierte Schwefelsäure Holz allmählich auflöst.

Eine Prüfung der Wirkung von Phlorogluzin und konzentrierter Schwefelsäure auf Holz und Kork ergab bei den Gefäßbündeln einer Iriswurzel eine Rotfärbung, bei einem Stückchen Flaschenkork eine Bräunung der Membran.

Demnach scheint sich in dem nach innen liegenden Teil der seitlichen Mittelzellmembran die Holzsubstanz, im äußeren Teil die Korksubstanz zu befinden.

6. Zusammenfassung.

Überblicken wir die Untersuchungen über die Zellmembranen bei den Trichomen, so kommen wir zu folgendem Ergebnis:

Die Längsmembranen der Stiel- und Köpfchenzellen bestehen in ihrer Grundsubstanz aus Zellulose, welche nach außen mit einer recht derben Kutikula bedeckt ist. Beide Lamellen zeigen bei den verschiedenen Reaktionen eine recht scharfe Abgrenzung. Eine Veränderung der Membran tritt auch in den älteren Entwicklungsstadien der Haargebilde nicht ein. Die Quermembranen im Stiel und Köpfchen bestehen nur aus Zellulose.

In den Längsmembranen der Mittelzelle ist keine Zellulose nachweisbar. Sie geben im Primärstadium mit Phlorogluzin und Salzsäure eine Holzreaktion, zeigen sich aber resistent gegen konzentrierte Schwefelsäure. In 50 % iger Chromsäure werden sie erst nach vorheriger Mazeration mit Eau de Javelle gelöst. Im Sekundärstadium werden Korkstoffe den seitlichen Membranen ein- bzw. aufgelagert. Dies macht sie für Chromsäure unlöslich, auch dann, wenn sie längere Zeit der Einwirkung von Eau de Javelle ausgesetzt waren. Die Korksubstanzen der Mittelzelle unterscheiden sich von denen in der Kutikula der übrigen Zellen vorkommenden; denn sie geben mit Sudan III keine charakteristische Reaktion und speichern im Gegensatz zur Kutikula Gentianaviolett und Malachitgrün. Bei alten Trichomen kann die Verkorkung sehr stark sein.

Die Quermembranen der Mittelzelle bestehen aus Zellulose. Bei älteren Haaren ist zuweilen eine Verholzung der an das Köpfchen grenzenden Quermembran festzustellen.

B. Zellinhalt.

1. Das Protoplasma.

Bei äußerlicher Betrachtung der Trichome fällt auf, daß sich die Mittelzelle von den übrigen Zellen dadurch unterscheidet, daß ihr Inhalt vakuolenreich und körnchenfrei erscheint. Durch ihre Mitte zieht sich in der Regel ein gut erkennbarer Protoplasmastrang hin. Die Zellen des Stieles sind durch Chromatophoren gelb gefärbt. Die Köpfchen sind mit farblosen, körnigen Gebilden gesättigt. In der Mittelzelle fehlen solche Körnchen immer. Oft hat es den Anschein, als wäre in ihr überhaupt kein Protoplasma vorhanden. Um mich über die Lage des Protoplasmas zu orientieren, nahm ich einige Färbungen vor.

a) *Cucumis sativus*.

Hämatoxylin nach Böhme (Angaben bei Tunmann) bereitet (I. Lösung: 0,35 g krist. Hämatoxylin in 10 g absolutem Alkohol; II. Lösung: 0,3 g Kalialaun in 10 g Wasser — 10 Tropfen von I werden mit II gemischt und filtriert), ergibt folgendes:

Das Protoplasma hebt sich in den Köpfchen- und Stielzellen in Form von Plasmolyse von den seitlichen Zellwänden etwas ab und ist stark gebläut. In der Mittelzelle ist eine solche Abhebung nicht zu erkennen. Es befindet sich in der Mitte nur ein Protoplasmastrang. An den Seitenwänden der Mittelzelle konnte ich kein Protoplasma feststellen. Die zwischen dem Zentralstrang und der seitlichen Wand gelegenen Teile der Mittelzelle erscheinen auffallend weiß (Fig. 22).

Nigrosin-Pikrinsäure: Dieser Farbstoff wurde nach der Methode von E. Pfitzer (S. 44) angewandt. Eine konzentrierte wässrige Lösung von Pikrinsäure wird mit Nigrosinlösung bis zur oliven-grünen Färbung versetzt. Ich ließ die Präparate 2 Tage in der Farblösung liegen, wusch sie in Alkohol aus und untersuchte in Glyzerin. Dabei erhielt ich ein ähnliches Resultat wie mit Hämatoxylin.

Fig. 22.
86/1

Auch hier hebt sich der grüngefärbte Inhalt in den Köpfchen und Stielzellen von den seitlichen Membranen ab (Fig. 23). In der Mittelzelle ist nur der Zentralstrang deutlich gefärbt. Das seitliche Protoplasma ist offenbar so dünn, daß eine Färbung nicht zu erkennen ist. Die Stielzellen sind stark eingedrückt.

Fig. 23.
86/1

Die Mittelzellmembranen verbiegen nicht und heben sich in ihrer auffallend hellen Farbe wie ein Halskragen ab. Oft ist das Eindrücken der Wände des Stieles so weit gegangen, daß sich die Stielzellen in die Mittelzelle hineinschieben (Fig. 23). Im Zentralstrang der Stielzellen liegen an den Querwänden knotige Verdickungen des Protoplasmas, die ich als Leukoplasten deute, weil sie, wie sich später herausstellte, von Stärkekörnern umlagert sind. Solche Leukoplasten sind auch in den Köpfchenzellen, dagegen nie in der Mittelzelle vorhanden.

Jodkalium: Das Protoplasma der Stiel- und Köpfchenzellen färbt sich gelb und hebt sich von der Wand ab. Der Zentralstrang ist überall erkennbar. In der Mittelzelle läßt sich hier bei jungen Trichomen deutlich zeigen, daß es wandständiges Protoplasma auch in der Mittelzelle gibt.

b) *Luffa cylindrica*.

Hämatoxylin: Der Inhalt ist rötlich-violett, der Zentralstrang oft feuerrot gefärbt. Die Mittelzelle läßt sich schwer von den anderen unterscheiden. Dennoch ist sie auffindbar, da ihr Inhalt etwas schwächer gefärbt erscheint und sich nicht von den seitlichen Wänden abhebt, während dies bei den Köpfchen- und Stielzellen durchaus der Fall ist (Fig. 24).

Nigrosin-Pikrinsäure: Der Inhalt ist grünlich gefärbt. Der von den seitlichen Wänden zurückgetretene Protoplasmastrang läßt sich erkennen. Das Protoplasma löst sich aber nicht von den Längswänden der Mittelzelle.



Fig. 24.

Eintrocknen der gefärbten Präparate. Zu einem eigenartigen Ergebnis kam ich, wenn ich die gefärbten Präparate eintrocknen ließ und die Vorgänge dabei verfolgte. Zunächst hebt sich das Protoplasma von der Mitte der seitlichen Wände in den Stiel- und Köpfchenzellen ab, während es an den Ecken recht fest hält. In der Mittelzelle ist das Protoplasma nicht ab-



Fig. 25.

gehoben. Wir erhalten ein Bild, wie es Fig. 24 zeigt. Erst im weiteren Stadium des Eintrocknens löst sich auch das Protoplasma an den Ecken der Stiel- und Köpfchenzellen los, und es bildet sich ein zentraler Strang, in dem das Protoplasma der Mittelzelle quer liegt. Das Protoplasma zeigt die Figur 25.

2. Das Verhalten des Protoplasmas bei Plasmolyse.

Das Protoplasma der Mittelzelle zeigte bei der Anwendung der verschiedenen Reagentien ein von den Köpfchen- und Stielzellen verschiedenes Verhalten. Einerseits hatte es oft den Anschein, als sei an ihren Längswänden überhaupt kein Protoplasma vorhanden, andererseits trat nie typische Plasmolyse ein, wenn bei den anderen eine solche festzustellen war (Färbungsreagentien, Eintrocknen). Um näheren Aufschluß über dieses eigentümliche Verhalten zu erlangen, wandte ich plasmolytische Mittel an, und zwar KNO_3 konzentriert und Saccharose 33 $\frac{1}{3}$ ‰.

Ich stellte folgendes fest: Sobald die Plasmolyse der Stielzellen, die von unten nach oben sukzessiv fortschreitet, an der Mittelzelle angelangt ist, klappt das Plasma nach oben und wird an die an das Köpfchen grenzende Quermembran gedrückt. Lasse ich das Plasmolytikum bei Präparaten in Paraffinöl, bei denen Köpfchen aus dem Öl

herausragen, die Stiele aber noch damit bedeckt sind, gegen die Köpfchen ansaugen, so kommt es auch vor, daß das Protoplasma in der Mittelzelle nach dem Stiele zu klappt.

Der Vorgang, den die unten stehenden Figuren erläutern sollen, ist genau folgender (Leitz-Immersion):

Zunächst hebt sich das Protoplasma wie eine kleine Welle von unten oder auch zuweilen von oben ab (Fig. 27). Die seitlichen



Fig. 26.

Fig. 27.

Fig. 28.

Fig. 29.

Fig. 30.

Fig. 26—30. Mittelzelle von *Cucumis sativus* in verschiedenen Stadien der Plasmolyse (Erläuterungen im Text).

Vakuolen werden immer kleiner (Fig. 27 u. 28), und das Protoplasma ist schließlich scharf an die obere Wand gedrückt, ohne sich, wie es bei den anderen Zellen geschieht, von den seitlichen Wänden zu lösen (Fig. 28 u. 29). Manchmal hatte ich den Eindruck, als seien an den Zellecken knotige Verdickungen zu bemerken (Fig. 30). Es kam auch vor, daß das Protoplasma von der oberen und unteren Querwand gleichzeitig abgehoben wurde — wobei ich Bilder wie Fig. 30 erhielt —, um dann ruckweise nach oben oder unten geklappt zu werden. Diese Stellung behielt das Protoplasma noch bei, wenn die Köpfchen durch das Plasmolytikum schon stark zusammengedrückt waren. Ich muß ausdrücklich hervorheben, daß das Protoplasma in der Regel nach oben gehoben wurde, und nur hin und wieder auch eine Abhebung nach unten eintrat. Nach Einwirkung des Plasmolytikums erhielt ich folgende typische Bilder:

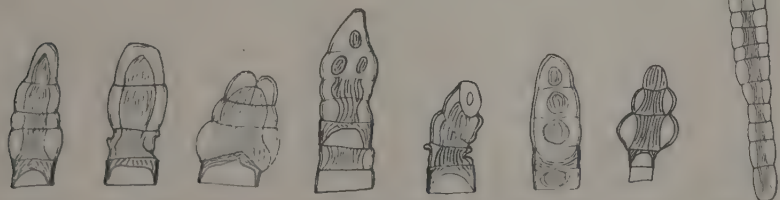


Fig. 31.

Fig. 32.

Fig. 33.

Fig. 34.

Fig. 35.

Fig. 36.

Fig. 37.

Fig. 38.

Fig. 31—33. *Benincasa cerifera*.

Fig. 34—36. *Cucumis sativus*.

Fig. 37. *Trichosanthes Anguina*.

Fig. 38. *Luffa cylindrica*.

Selbst wenn ich ziemlich starke Schwefelsäure auf die Präparate einwirken ließ, also das Protoplasma abgetötet war, löst es sich nicht von den Längswänden der Mittelzelle. Es muß also in irgendeiner Weise an diesen Wänden befestigt sein. Tüpfel oder dergleichen, in die das Protoplasma eingesenkt sein könnte, ließen sich nicht feststellen.

3. Der Protoplasmastrang in der Entwicklung der Trichome.

Da der Protoplasmastrang eine so auffallende Erscheinung der Mittelzelle ist, verfolgte ich auch seine Ausbildung im Laufe der Entwicklung der Trichome. Als Objekt diente *Cucumis sativus*.

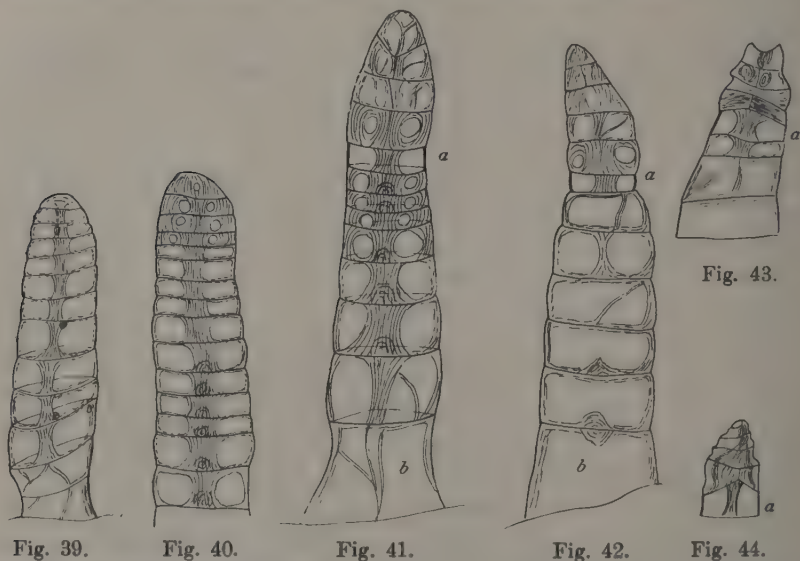


Fig. 39—44. Entwicklungsstadien des Trichoms einer Blüte von *Cucumis sativus*: Fig. 39 Haar aus der jungen Knospe. Fig. 40 etwas älteres Stadium. Fig. 41 Haar kurz nach dem Aufblühen. Fig. 42 von einer älteren, aber noch frischen Blüte. Fig. 43 aus Blüten, die zu welken anfangen. Fig. 44 von stark vergilbten Blüten, a) Mittelzelle, b) Zellen, in denen der Protoplasmastrang aufgelöst ist. 152/1

In den jüngeren Stadien eines sich entwickelnden Trichoms ist, wie schon früher gesagt, von einer Mittelzelle nichts zu erkennen. Die Zellen erscheinen völlig gleichwertig und bilden einen gestreckten Zellverband. Durch sämtliche Zellen geht ein zentraler Plasmastrang hindurch, wie er später bei älteren Haaren nur in der Mittelzelle zu erkennen ist. An den Querwänden ist das Protoplasma angehäuft, an den Längswänden dagegen nur schwach entwickelt (Fig. 39). In allen

Zellen sieht man zahlreiche gelbe Chromatophoren. Ein späteres Stadium (Fig. 40) läßt in den drei oder vier Zellen an der Spitze die gelben Chromatophoren vermissen. Die in Fig. 39 sichtbaren Vakuolen sind in diesen Zellen dann fast vollständig verschwunden. Das Protoplasma ist stark durchsichtig. Im Laufe der weiteren Entwicklung (Fig. 41) verschwindet alsdann der Protoplasmastrang in den unteren Zellen (Fig. 41 *b*). Der Zellraum ist nun von unregelmäßig verlaufenden Fäden durchzogen. In diesem Stadium ist schon eine Gliederung in Köpfchen und Stiel zu erkennen. In den oberen Stielzellen ist das Protoplasma recht stark entwickelt. Die Vakuolen sind klein. Dagegen ist in der Mittelzelle außer dem Protoplasmastrang kein Protoplasma an den Seitenwänden zu bemerken (Fig. 41 *a*). Später verschwindet auch der Strang in den oberen Stielzellen. Dort, wo sich die Anhäufung des Protoplasmas befand, bleibt oft eine knotenartige Verdickung zurück, um welche vielfach Stärkekörner lagern. In der Mittelzelle bleibt der Strang bestehen, bis die Köpfchen zu schrumpfen anfangen (Fig. 43 u. 44).

4. Zellkerne.

Um der Vermutung zu begegnen, daß die Mittelzellen von einem gewissen Alter der Haare ab tot sein könnten und sich nur ein Protoplasmastrang von der Stielzelle durch die Mittelzelle nach dem Köpfchen hinziehe, prüfte ich auf das Vorkommen der Zellkerne in den Haarzellen, und zwar berücksichtigte ich dabei Haare in den verschiedensten Altersstadien.

Als Färbmittel diente zunächst Methylgrünessigsäure, 1—2 % ige Essigsäure wurde mit Methylgrün bis zur blauschwarzen Färbung versetzt. In einen Tropfen dieses Reagens kam ein Tropfen Glycerin, und das Präparat wurde hineingelegt.

Als weiteres Reagens wurde Nigrosin-Pikrinsäure angewandt, und zwar nach der von Pfitzer (S. 44) eingeführten Methode. Konzentrierte wässerige Pikrinsäurelösung wurde mit Nigrosinlösung bis zur olivengrünen Färbung versetzt. Die Objekte blieben darin einen Tag liegen, wurden dann mit Glycerin gewaschen und in Glycerin untersucht.

Es waren in sämtlichen Zellen ziemlich große Kerne vorhanden, auch in der Mittelzelle. Das Absterben der Trichome im Alter erfolgt vom Köpfchen nach dem Stiele zu; denn bei alten Haaren sind die Zellkerne in den Köpfchen nicht mehr festzustellen, später nicht mehr in der Mittelzelle und zuletzt nicht mehr im Stiel.

5. Vorkommen der Stärke.

Schon bei grober Prüfung fällt auf, daß der Inhalt der Köpfchen und zuweilen auch der der Mittelzelle reich an Körnchen ist. Bei der Behandlung mit Chloralhydratjod entpuppte sich dieser Inhalt als Stärke, und zwar sind besonders die Köpfchen damit angefüllt. Sie kommt aber auch in den Stielzellen sehr häufig vor. Bei meinen näheren Untersuchungen über ihr Vorkommen fand ich folgendes:

Die Stärke tritt in den Trichomen sowohl bei für die Assimilation ungünstigem als auch günstigem Wetter auf. An trüben und kalten Tagen fand ich weniger, bei Sonnenschein und Wärme mehr Stärke. Die einzelnen Köpfchen waren dann mit Stärkekörnern direkt vollgepfropft. Auffallend war oft der Größenunterschied der Stärkekörner. Die Köpfchenzellen zeigten große wohlgeformte Körnchen, die Stielzellen dagegen oft kleine sandkornartige Gebilde.

Das Gewebe der Blütenblätter enthält ebenfalls Stärke, und zwar fand ich in der Menge der Stärke in den Blütenblättern und den Haaren vollständige Übereinstimmung. Waren die Zellen des Blattgewebes reich an Stärke, so waren die Trichome gleichfalls voll, waren jene arm daran, so enthielten auch die Zellen der Trichome wenig oder gar keine Stärke.

Auch während eines Tages wechselt der Stärkegehalt. Morgens ist wenig oder gar keine Stärke vorhanden, am Nachmittage dagegen tritt sie sehr reichlich auf.

In den Trichomen der Blätter ist meistens nur sehr wenig Stärke zu finden.

Bei allen diesen Untersuchungen fand ich, daß sich die Mittelzelle auch hierin von den übrigen Haarzellen unterscheidet; denn in ihr tritt nie Stärke auf, selbst dann nicht, wenn alle anderen Zellen damit angefüllt sind.

6. Zucker.

Die Prüfung der Trichome auf Zucker mit Fehlingscher Lösung führte zu keinem einwandfreien Resultat, da ich einen Cu_2O -Niederschlag im ganzen Präparat erhielt. Um ihn zu lokalisieren, wandte ich die von A. Meyer (S. 332) eingeführte Methode an.

Die Schnitte wurden etwa 3—5 Minuten in gesättigte Kupfersulfatlösung gelegt, dann in Wasser abgeschwenkt und sofort in eine siedend heiße Lösung von 10 g Seignettsalz und 10 g Ätzkali in 10 g Wasser gelegt. Ich fand in den meisten Zellen einen Kupfer-

oxydulniederschlag, und zwar sowohl in denen des Blattgewebes als auch in denen der Haare. Allerdings muß ich zugeben, daß mir eine einwandfreie Lokalisierung auch hier nicht gelang trotz der wiederholten Versuche; denn es war aus den angeschnittenen Zellen des Blattgewebes doch immer Cu_2O ausgetreten und hatte sich über das ganze Präparat verteilt.

Dagegen führte die von Senft (S. 34) eingeführte Methode zu einer strengen Lokalisation. Das Verfahren war folgendes:

Salzsaures Phenylhydrazin und essigsaures Natron wurden (1:10) in Glycerin gelöst. Von jeder Lösung wurde ein Tropfen auf das Deckglas gebracht und die Präparate hineingelegt. Es schieden sich schon bei Zimmertemperatur nach etwa einem Tage Osazonkristalle aus. Wurden die Präparate über dem Wasserbade erhitzt, so zeigte sich eine Vermehrung der Kristalle.

In allen Zellen des Haares, auch der Mittelzelle, kommt Zucker vor, besonders reichlich in den Köpfchenzellen.

7. Fette.

In frischem Zustande sind in den Haaren keine Tröpfchen zu beobachten. Wenn ich die Schnitte in Chloralhydrat bringe, so bilden sich in den Zellen des Stieles gelblich-grüne Kügelchen. In den Köpfchenzellen sind keine zu sehen. Auch in den Epidermiszellen sind solche Kügelchen zu beobachten. Lasse ich zu den mit Chloralhydrat behandelten Präparaten Alkohol durchsaugen, so bleiben diese Tropfen unverändert, in Sudan III werden sie gelblich-rot gefärbt.

Mit KOH-Lösung tritt zwischen Protoplasma und Zellwand eine gelbe Flüssigkeit, die einen großen Raum einnimmt.

Lasse ich die Schnitte zur Entfernung etwaiger Gerbstoffe in Eau de Javelle liegen und entferne ich dann die Lauge durch Abspülen in 50%igem Alkohol, so tritt mit 1%iger Osmiumsäure eine Dunkelfärbung des Inhaltes ein. Mit Sudan III entstehen in jeder Zelle große Tropfen, und zwar ist zu beobachten, wie sich ein feinkörniger Inhalt zu solchem Tropfen zusammenzieht. Sie werden mit Sudan III stark rot gefärbt. Sauge ich Chloralhydrat hindurch, so verschwinden sie nicht.

Ließen diese Reaktionen schon gewisse Schlüsse auf in den Trichomzellen vorkommende Fette zu, so brachte die Verseifungsmethode von Molisch (S. 10) hierin vollständige Gewißheit.

Die Schnitte wurden in einen Tropfen einer Lösung von gleichen Teilen Ammoniak und Kalilauge direkt unter das Deckglas gelegt und mit Lack verschlossen. Ich fand nach 3 Tagen schöne Verseifungen.

Sie traten in allen Zellen auf, auch in der Mittelzelle. In den Stielzellen waren sie am deutlichsten ausgeprägt, in den Köpfchenzellen schienen sie oft von anderen Inhaltsstoffen (Stärke) verdeckt zu sein. In der Mittelzelle zeigten sie sich sehr deutlich.

Bei Luffa haben sich die Fetttropfen zu kompakten Kugeln zusammengeballt, die am Rande feine Nadeln zeigen. Bei Trichosanthes, Benincasa sind sie dagegen vollständig in Seifenkristallnadeln umgewandelt.

8. Ätherische Öle.

Zur Entfernung etwaiger Gerbstoffe wurden die Schnitte in Eau de Javelle gelegt und dann mit Sudan III resp. Alkannin gefärbt. Hierauf ließ ich Essigsäure, Chloralhydrat und Kalilauge durchsaugen. Ich konnte keine Veränderung der Tröpfchen feststellen. In Alkohol und Äther wurden sie nicht aufgelöst, also sind keine ätherischen Öle vorhanden.

9. Zusammenfassung.

Als Ergebnis aus den Untersuchungen des Inhaltes ist besonders hervorzuheben, daß in den Haaren, namentlich in Köpfchen, reichlich Stärke vorkommt, die abbaufähig ist; denn die vorkommende Menge wechselt und richtet sich nach den Assimilationsperioden der betreffenden Pflanze. Die Mittelzelle macht insofern eine Ausnahme, als in ihr nie Stärke nachzuweisen ist. In bezug auf das Protoplasma zeigt die Mittelzelle im Gegensatz zu den Stiel- und Köpfchenzellen zwei Eigentümlichkeiten, nämlich erstens, daß sich in ihr in der Regel ein Protoplasmastrang hinzieht, und zweitens, daß das Protoplasma mit den Längswänden stets fest zusammenhängt, so daß es sich selbst bei Anwendung starker Plasmolytika von diesen nicht ablöst. — Im voll ausgebildeten Haar sind in den Stielzellen Chromatophoren und Leukoplasten, in den Köpfchenzellen letztere allein, in der Mittelzelle dagegen beide überhaupt nicht anzutreffen.

VI. Zur Kenntnis der Sekretion.

Es fragt sich, welche Funktion die mit Mittelzelle ausgestatteten Haare erfüllen. Ihre äußere Gestalt, die sich in Stiel und Kopf gliedert, kennzeichnet sie als Drüsenhaare. Welcher Art sind die Ausscheidungen? Ich habe Pflanzen in allen Entwicklungsstadien beobachtet, konnte aber weder in trockener Luft noch im feuchten Raume makroskopisch und mikroskopisch Ausscheidungen feststellen. Es war die Möglichkeit vorhanden, daß die Sekretionen in flüchtiger Form erfolgen oder der

Wahrnehmung entgehen, weil sie, zwar in flüssigem Zustande, so fein verteilt seien, daß sie ohne weiteres nicht zu beobachten sind. Ich überlegte daher in folgender Weise:

Ausscheidungen von Fetten und ätherischen Ölen hätten sich bei meinen Untersuchungen im Wasser als Tröpfchen zeigen müssen, da sie ja schwer bzw. garnicht mischbar sind. Umgekehrt müssen sich wässerige Ausscheidungen in Fetten und Ölen zu erkennen geben. Bringe ich also Haare mit solchen Ausscheidungen in Öl, so müssen sich entweder Blasen oder Tröpfchen bilden. Diese Überlegung führte zum Erfolg. Legte ich versuchsweise Trichome in Paraffinöl (Paraffinum liquidum), so fand ich nach kurzer Zeit tatsächlich Ausscheidungen. Genauere Beobachtungen und Versuche ergaben folgendes:

Schnitte von Blüten von *Cucumis sativus* wurden in Paraffinöl gelegt und untersucht. Die Haare zeigen in den Köpfen einen hyalinen



Fig. 45.



Fig. 46.



Fig. 47.



Fig. 48. 86,1

Inhalt. In den Stielzellen ist vorher Stärke nachgewiesen. Ihr Protoplasma ist wandständig. In der Mittelzelle bemerkt man einen gut ausgebildeten Zentralstrang und seitlich davon je eine große Vakuole. In den unteren Zellen des Köpfchens sind zwei kleine Vakuolen zu erkennen. Zunächst findet eine seitliche Dehnung des Köpfchens statt, wie ich das durch Messungen feststellen konnte. Nach kürzerer Zeit verschwinden die beiden Vakuolen. Schließlich sammelt sich eine Flüssigkeit in der Endzelle, welche oben an der Spitze des Köpfchens als Tröpfchen herausgepreßt wird, das sich allmählich vergrößert. Fig. 45—48 zeigen die Zunahme der Ausscheidungen in der Zeit von 3 Stunden.

Es treten allmählich auch seitlich aus den Köpfchenzellen Ausscheidungen hervor, die anfangs eine etwas gestreckte Form haben und sich nach und nach abrunden. Alle Tröpfchen fließen schließlich zusammen und verlaufen zu einem größeren Fleck.

Gleiche Erfolge hatte ich bei anderen Cucurbitaceen, z. B. *Benincasa* und *Trichosanthes*. Besonders letztere eignete sich zu diesen Beobachtungen, weil ihre Haare zart und durchsichtig sind. Sie gaben

mir auch noch über etwas anderes Aufschluß. Häufig sind die Köpfchen mit Stärke vollgefropft, und zwar mit recht großen, gut zu sehenden Körnchen. Unterzog ich diese Haare einer Dauerbeobachtung von mehreren Tagen, so schien oft die Stärke nach 1—2 Tagen verschwunden zu sein. Sie muß also eine Umwandlung erfahren haben und scheint mit den Ausscheidungen in Beziehung zu stehen.

Was die Natur des Sekrets betrifft, so läßt sich leicht feststellen, daß es nicht zu den Fetten und Ölen gehört. Nachdem ich gefunden hatte, daß Sudan III Paraffinöl färbte, ließ ich zu den in Öl liegenden Präparaten diesen Farbstoff durchsaugen. Die Tröpfchen an den Köpfchen wurden nicht gefärbt. Also kommen Fette und ätherische Öle nicht in Frage, die ja auch, wie schon mitgeteilt, innerhalb der Zellen nirgends bemerkt wurden. Es kann sich wohl nur um eine wässrige Flüssigkeit handeln.

In diesen Tröpfchen mit Fehlingscher Lösung Zucker nachzuweisen, gelang nicht, weil die Flüssigkeiten sich nicht mischten. Ich brachte daher Wassertröpfchen auf die Blütenblätter von *Benincasa cerifera*, ließ sie an eingetopften Pflanzen in feuchtem Raume stehen und sammelte sie auf dem Deckglas. Jetzt erhielt ich mit Fehlingscher Lösung einen schwachen Cu_2O -Niederschlag.

Dafür, daß diese Tröpfchen eine wässrige Zuckerlösung sind, spricht auch, nebenbei bemerkt, diese Beobachtung: Bei Dauerkontrollen war mir aufgefallen, daß sich am 2. und 3. Tage in dem Tropfen Kügelchen befanden, die sich lebhaft bewegten, später wurden sie größer und zeigten keine Bewegung mehr. Ich konnte mir anfangs diese Erscheinung nicht erklären, bis ich schließlich an der Form der sich teilenden Gebilde erkannte, daß es aller Wahrscheinlichkeit nach kleine Kolonien von Hefearten waren.

Die Ausscheidungen werden aktiv hervorgepreßt; denn auch an abgebrochenen Haaren treten Tröpfchen auf.

VII. Das osmotische Verhalten der Haargebilde.

A. Das Fortschreiten der Plasmolyse im Haar.

Bei den schon früher (S. 34) einmal behandelten plasmolytischen Versuchen war mir aufgefallen, daß die Plasmolyse am Grunde der Haare anfängt und nach oben hin fortschreitet, selbst dann, wenn die Haargebilde mit der Epidermis des anhängenden Gewebes im Zusammenhang bleiben. Ich versuchte festzustellen, ob darin eine Regelmäßigkeit herrsche.

Als Plasmolytika dienten 5- oder 10%ige KNO_3 -Lösungen und 33 $\frac{1}{3}$ %ige Saccharose-Lösung. Die einzelnen Zellen will ich nachstehend in Zahlen angeben und sie vom Köpfchen nach unten fortschreitend numerieren, indem ich zugleich hinzufüge, wieviel Zeit bis zum Plasmolysebeginn verstreicht:

1. *Luffa cylindrica*.

1. Haar. $\text{KNO}_3 = 10\%$		2. Haar. $\text{KNO}_3 = 10\%$	
Köpfchen	1	Köpfchen	1 nach 23 Min.
	2		2
	3		3
	4		4
	5		5
	6		6
	7		7
	8		8
	9		9
	10		10
	11		11
	12		12
	13		13
	14		14
	15		15
	16		16
	17		17
	18		18 nach 8 Min.
Mittelzelle	19		19
	20		20
	21		21
	22		22
	23		23
	24		24
	25		25
	26		26
	27		27
Stiel	28		28
	29		29
	30		30
	31		31
	32		
	33		
	34		

Beobachtet man das Fortschreiten der Plasmolyse, Haar 1, so findet man, daß nach etwa 3 Minuten die unteren Stielzellen plasmolytisch sind. Nach 5 Minuten ist die Plasmolyse sukzessiv von unten

1) später S. 48.

nach oben fortschreitend, an der Mittelzelle angelangt. Das Protoplasma dieser Zelle wird jetzt nach oben gezogen. Zugleich tritt eine Pause im Fortschreiten ein; denn erst nach etwa 32 Minuten werden die beiden an die Mittelzelle grenzenden Köpfchenzellen plasmolysiert und gleichzeitig ihre Membran etwas eingezogen. Andererseits hat die Plasmolyse der Köpfchenzellen bereits nach 20 Minuten eingesetzt. Es dauert etwa eine Stunde, bis sämtliche Köpfchenzellen plasmolysiert sind. Bestimmungen an anderen Haaren ergeben ein ähnliches Resultat.

2. Haar. $\text{KNO}_3 = 10\%$ (siehe vorseitig).

Die unteren Stielzellen nach 3 Minuten plasmolysiert. An der Mittelzelle angelangt nach 8 Minuten. Die oberen Köpfchenzellen nach 28 Minuten plasmolysiert.

3. Haar. $\text{KNO}_3 = 10\%$.

Die unteren Stielzellen nach $\frac{1}{2}$ Minute plasmolysiert. An der Mittelzelle angelangt nach 1 Minute. Die ersten Köpfchenzellen nach 10 Minuten plasmolysiert.

4. Haar. Sacchrose $33\frac{1}{3}\%$.

Die unteren Stielzellen nach 6 Minuten plasmolysiert. An der Mittelzelle angelangt nach 14 Minuten. Die oberen Köpfchenzellen nach 45 Minuten plasmolysiert.

2. *Benincasa cerifera*.

Ich ließ zuerst Plasmolyse eintreten und deplasmolysierte alsdann mit H_2O . Das Ergebnis war folgendes:

1. Haar.

Plasmolyse $\text{KNO}_3 = 5\%$		Deplasmolyse mit H_2O	
Köpfchen	— } 45 Min.	— } nach 17 Min.	
	—	—	
	—	—	
Mittelzelle	— 14 „	—	?
	— 13 „	—	nach 42 Min.
	— 13 „	—	„ 60 „
	— 8 „	—	„ 60 „
	— 5 „	—	„ 42 „
Stiel	— 5 „	—	„ 33 „
	— 3 „	—	„ 14 „
	— 3 „	—	„ 3 „
	— nach 3 Min.	—	„ 3 „

2. Haar.

Plasmolyse $\text{KNO}_3 = 10\%$		Deplasmolyse mit H_2O	
Köpfchen	— } 15 Min.	—	— } nach 20 Min.
Mittelzelle	— 9 "	—	— „ 35 "
	— 8 "	—	— „ 37 "
	— 8 "	—	— „ 25 "
	— 7 "	—	— „ 27 "
	— 5 "	—	— „ 25 "
Stiel . . .	— 5 "	—	— „ 20 "
	— 5 "	—	— „ 18 "
	— 4 "	—	— „ 17 "
	— 4 "	—	— „ 7 "
	— 4 "	—	— „ 4 "

3. Haar.

Plasmolyse $\text{KNO}_3 = 5\%$		Deplasmolyse mit H_2O	
Köpfchen	— } ohne Plasmolyse	—	— } ?
Mittelzelle	— nach 20 Min.	—	— 30 Min.
	— „ 17 "	—	— 19 "
	— ohne Plasmolyse	—	— 19 "
	— nach 17 Min.	—	— 17 "
	— „ 16 "	—	— 17 "
	— „ 14 "	—	— 16 "
	— „ 16 "	—	— 16 "
Stiel . . .	— „ 10 "	—	— 16 "
	— „ 5 "	—	— 10 "
	— „ 3 "	—	— nach 5 Min.
	— „ 3 "		

3. Trichosanthes Anguina.

1. Haar $\text{KNO}_3 = 5\%$	2. Haar $\text{KNO}_3 = 5\%$	3. Haar $\text{KNO}_3 = 5\%$
Köpfchen — } nach 10 Min.	— } nach 42 Min.	— } nach 5 Min.
Mittelzelle — nach 4 Min.	— nach 17 Min.	— nach 2 Min.
Stiel — } nach 2 Min.	— } nach 10 Min.	— } nach 2 Min.
	—	—

4. Haar.

Plasmolyse Saccharose = $33\frac{1}{3}\%$			Deplasmolyse mit H_2O		
Köpfchen	} nach 60 Min.	—	—	} nach 10 Min.	—
—		—	—		—
—		—	—		—
Mittelzelle	„ 11 „	—	—	nach 20 Min.	—
—	„ 7 „	—	„ 6 „	—	6 „
—	„ 7 „	—	„ 6 „	—	6 „
—	„ 6 „	—	„ 5 „	—	5 „
—	„ 6 „	—	„ 4 „	—	4 „
Stiel . . .	„ 2 „	—	„ 4 „	—	4 „
—	„ 2 „	—	„ 3 „	—	3 „
—	„ 2 „	—	„ 3 „	—	3 „
—	„ 2 „	—	„ 3 „	—	3 „

5. Haar.

Plasmolyse Saccharose = $33\frac{1}{3}\%$			Deplasmolyse mit H_2O		
Köpfchen	} erst viel später	—	—	} nach 20 Min.	—
—		—	—		—
—		—	—		—
Mittelzelle	nach 8 Min.	—	—	nach 25 Min.	—
—	„ 5 „	—	„ 6 „	—	6 „
—	„ 5 „	—	„ 6 „	—	6 „
—	„ 3 „	—	„ 3 „	—	3 „
Stiel . . .	„ 2 „	—	„ 3 „	—	3 „
—	„ 2 „	—	„ 3 „	—	3 „
—	„ 2 „	—	„ 3 „	—	3 „

Aus vorstehend angeführten — und anderen hier nicht mitgeteilten — Fällen sind klar zwei Tatsachen ersichtlich:

1. Plasmolyse und Deplasmolyse schreiten von der Basis der Trichome nach den Köpfchen fort.

2. Die Zellen des Köpfchens, also diejenigen, welche unmittelbar auf die Mittelzelle folgen, werden auffällig später plasmolysiert, als nach dem allgemeinen Bilde des Fortschreitens zu erwarten wäre.

Es fragt sich, wie beide Erscheinungen zu deuten sind. Jakob (15), der sich mit der Beeinflussung der Protoplasmaströmung durch Sauerstoff und durch Gifte beschäftigte, ermittelte bei dieser Gelegenheit für die Längsmembranen von Haargebilden (unter anderem auch von Drüsen-

haaren, allerdings nicht aus der Familie der Curcubitaceen) eine weit- aus geringere Durchlässigkeit der Längsmembranen für Wasser und gewisse giftige Lösungen als für die Quermembranen. Dieselben Verhältnisse aus der Tatsache des Fortschreitens der Plasmolyse für die Drüsenhaare der Curcubitaceen abzuleiten, ist selbstverständlich nicht angängig, ehe nicht die osmotischen Werte der einzelnen Haarzellen bekannt sind; denn offenbar löst sich das Protoplasma innerhalb desselben hypertonen Plasmolytikums in einer Zelle mit niedrigem osmotischen Wert schneller von der Wandung ab als in einer Zelle mit höherem, wenn auch der Grad der Endplasmolyse derselbe ist.

Aus meinen Untersuchungen des nächsten Kapitels geht nun zwar hervor, daß die osmotischen Werte (richtiger gesagt, die osmotischen Werte bei Grenzplasmolyse, da die Membranen dehnbar sind [hierüber Näheres ebenfalls im nächsten Kapitel]) der einzelnen Zellen so angeordnet sind, daß sie im allgemeinen an der Basis des Haares die niedrigsten Ziffern und ansteigend im Köpfchen die höchsten aufweisen. Dabei kommen fast in jedem Falle — wie später dargelegt wird — Unregelmäßigkeiten vor insofern, als zwischen hochwertigen Zellen unvermittelt Zellen niedrigeren Wertes sich finden und umgekehrt. Wäre entsprechend das Fortschreiten der Plasmolyse allein durch die osmotisch verschiedenen Werte der aufeinander folgenden Zellen bedingt, so müßte ebensooft auch das zeitliche Eintreten der Plasmolyse in seinem regelmäßigen Fortlauf unterbrochen sein, d. h. zwischen plasmolysierten Zellen wären alsdann nichtplasmolysierte zu finden. Dies trifft nicht zu. Das Fortschreiten der Plasmolyse kann nicht regelmäßiger gedacht werden, wie es tatsächlich beobachtet wird. So findet sich in dem vorstehend mitgeteilten Protokoll nur bei Fall 3 (S. 45) eine derartige Ausnahme. Durch das Plasmolytikum wird den Zellen so viel Wasser entzogen, bis ihre osmotischen Konzentrationen gleich der des Plasmolytikums sind. Ersetze ich dieses durch Wasser, so müßten jetzt alle Zellen in gleichen Zeiten relativ gleich viel Wasser aufnehmen, wenn die sonstigen Bedingungen, z. B. Permeabilität der Zellwand und des Protoplasmas, bei allen Zellen gleich sind, mit dem Enderfolg, daß alle Zellen gleichzeitig deplasmolysiert werden. Das ist in Wirklichkeit nicht der Fall, sondern die Deplasmolyse schreitet — gleich der Plasmolyse — von unten nach dem Köpfchen zu fort, wie das aus den Beispielen auf Seite 45 und 46 hervorgeht. Da hier also eine verschiedene osmotische Konzentration der Zellen nicht mehr in Frage kommt, muß das fortschreitende Eindringen des Wassers (Deplasmolyse) eine andere Ursache haben.

Die Tatsache des regelmäßigen Fortschreitens von Plasmolyse und Deplasmolyse ist nur erklärlich, wenn man annimmt, daß die Längsmembranen für die angewandten plasmolytischen Lösungen zum mindesten schwer durchlässig, wenn nicht gar undurchlässig sind. Doch sind die Membranen der Köpfchen durchlässig, was sich aus der Plasmolyse der randständigen Zellen ergibt, welche eher eintritt als bei den zentral gelegenen. Inwieweit hier die osmotischen Werte mitsprechen, läßt sich schwer feststellen, weil die Zellhäufung des Drüsenkopfes schwierig zu übersehen ist.

Wie bereits oben gesagt, werden die Zellen des Köpfchens, welche unmittelbar der Mittelzelle benachbart sind, auffällig später plasmolysiert, als zu erwarten wäre. Es liegt nahe, der Mittelzelle diese Verzögerung zuzuschreiben. Folgende Tatsache scheint dies zu bestätigen: Köpfchen, die über der Mittelzelle abgetrennt sind, zeigen in der Nähe der Trennungsfläche einen früheren Beginn der Plasmolyse als im Verbande mit dem Trichomstiel (also mit der Mittelzelle). War ich bei solchen Beobachtungen bei den meisten Haaren auf ein gelegentlich abgebrochenes Köpfchen angewiesen, so ist es mir möglich gewesen, die großen Trichome von *Luffa cylindrica* willkürlich durch Schnitte über der Mittelzelle (z. B. bei Haar 1, S. 43, zwischen Zelle 17 und 18) abzutrennen und den Beginn der Plasmolyse mit den im Köpfchenzellen an intakten Haaren zu vergleichen. Bei abgeschnittenen Köpfchen tritt die Plasmolyse sofort ein, während sie bei Köpfchen intakter Haare unvergleichlich viel später beobachtet wird.

Es fragt sich, durch welche Umstände oder Einrichtungen die Mittelzelle einen Verzug der Plasmolyse bewirken kann. Hinsichtlich der Membran wäre zu sagen, daß für ihre Längsmembran eine noch mehr verhinderte Undurchlässigkeit gewährleistet ist als für die der übrigen Haarzellen; denn die Längsmembranen der Mittelzelle zeigen, wie früher ausführlich dargelegt, zum mindesten im ausgewachsenen Zustande eine kombinierte Lignin- und Suberineinlagerung; aber auch die Quermembran, welche dem Köpfchen benachbart ist, dürfte in vielen Fällen (besonders bei alten Haaren) nicht normal durchlässig sein, da hier vielfach Verholzung festgestellt werden konnte (S. 32). Von ausschlaggebender Bedeutung dürfte andererseits für unsere Frage das auffällige Festhalten des Protoplasmas an den Längswänden sein. Es findet hier auch bei Anwendung der stärksten plasmolytischen Mittel keine Ablösung statt. Diese Umstände erklären zunächst eine langsame Plasmolyse der Mittelzelle selber; denn im Gegensatz zu den übrigen Stielzellen, die während des Plasmolysevorganges allseitig vom Plasmolyse-

lytikum umgeben sind, erfährt die Mittelzelle nur von einer Seite, der unteren Querwand her, osmotische Saugung (vgl. Fig. 49). Die oben mitgeteilten Zahlenreihen lassen die Vermutung zu, daß tatsächlich die Mittelzelle langsamer plasmolysiert wird. Sie wird auch langsamer deplasmolysiert, und zwar durchweg am spätesten von allen Zellen des Haares überhaupt. Verlangsamte Plasmolyse wird schon an sich langsame Plasmolyse der Nachbarzellen im Gefolge haben. Da das Plasmolytikum niemals an die Nachbarzelle unmittelbar herantritt, wird dieser Umstand die Verzögerung ausgiebig verstärken. Schließlich mag auch das Protoplasma der Mittelzelle selber nicht ohne Einfluß — ja vielleicht sogar von bestimmendem Einfluß auf den ganzen Vorgang sein. Lagert doch das Protoplasma, und zwar sowohl im normalen wie im plasmolysierten Zustande, lückenlos in seiner ganzen Masse als Zwischenlage zwischen den Zellen des Stiels und denen des Köpfchens. Verwunderlich wäre allerdings dabei, daß eine derartig dünne Schicht, wie es der Protoplasmaschlauch darstellt, der Wasserverschiebung ein Hemmnis von sichtbarem Ausmaße sein kann. Die neueren Untersuchungen von Walter (S. 182) zeigen, daß zwar das Protoplasma leicht das Quellwasser abgibt, daß aber der Tonoplast, der in unserem Falle vor den Köpfchenzellen lagert, für Wasser schwer durchlässig ist.



Fig. 49.
Schema eines
Drüsenhaares
zur Demon-
stration der
Plasmolyse.

B. Bestimmung der osmotischen Werte.

Die im vorigen Kapitel vorweggenommene Tatsache, daß der osmotische Wert der Zellen eines Drüsenhaares der *Curcubitaceen* von der Basis nach dem Köpfchen zu ansteigt, bedarf noch der näheren Belege.

Ich bestimmte als erstes die Grenzkonzentration schlechthin, ohne zunächst zu berücksichtigen, daß, wie im Kapitel C eingehend dargelegt wird, die Membranen sämtlicher Haarzellen, ausschließlich derjenigen der Mittelzelle, dehnbar und im Zustande der Turgeszenz gespannt sind.

Es war also festzustellen, bei welcher Konzentration einer Saccharose-lösung die ersten plasmolytischen Anzeichen auftreten. Nachdem ich ermittelt hatte, daß die Werte der verschiedenen Zellen zwischen 0,33 und 0,6 Mol. liegen, brachte ich die Schnitte in Lösungen von je 0,03 Mol. Abstufung und untersuchte sie nach $1\frac{1}{2}$ Stunden. Das Ergebnis ist aus den folgenden Tabellen ersichtlich. Es bedeutet $+$ = plasmolysiert. $(+)$ = zuweilen plasmolysiert, $-$ = nicht plasmolysiert.

Luffa cylindrica.

1. Bestimmung.

2. Bestimmung.

Lösung	Stiel unten	Stiel oben	Mittel- zelle	Köpf- chen	Lösung	Stiel unten	Stiel oben	Mittel- zelle	Köpf- chen
0,36 Mol.	—	—	—	—	0,36 Mol.	—	—	—	—
0,39 "	+	(+)	—	—	0,39 "	+	—	—	—
0,42 "	+	+	+	—	0,42 "	+	+	—	—
0,45 "	+	+	+	—	0,45 "	+	+	+	(+)
0,48 "	+	+	+	+	0,48 "	+	+	+	—
0,51 "	+	+	+	+	0,51 "	+	+	+	+
0,54 "					0,54 "	+	+	+	+
0,57 "					0,57 "				
0,6 "					0,6 "				

3. Bestimmung.

Lösung	Stiel unten	Stiel oben	Mittel- zelle	Köpf- chen
0,36 Mol.	—	—	—	—
0,39 "	—	—	—	—
0,42 "	(+)	(+)	—	—
0,45 "	+	+	+	—
0,48 "	+	+	+	—
0,51 "	+	+	+	+
0,54 "	+	+	+	+
0,57 "				
0,6 "				

Trichosanthes Anguina.

1. Bestimmung.

2. Bestimmung.

Lösung	Stiel unten	Stiel oben	Mittel- zelle	Köpf- chen	Lösung	Stiel unten	Stiel oben	Mittel- zelle	Köpf- chen
0,36 Mol.	+	—	—	—	0,36 Mol.	+	—	—	—
0,39 "	+	+	+	—	0,39 "	+	+	(+)	—
0,42 "	+	+	+	—	0,42 "	+	+	+	—
0,45 "	+	+	+	—	0,45 "	+	—	+	—
0,48 "	+	+	+	+	0,48 "	+	+	+	+
0,51 "	+	+	+	+	0,51 "	+	+	+	+
0,54 "	+				0,54 "				
0,57 "	+				0,57 "				
0,6 "	+				0,6 "				

Citrullus Colocynthis.

1. Bestimmung.

2. Bestimmung.

Lösung	Stiel unten	Stiel oben	Mittel- zelle	Köpf- chen	Lösung	Stiel unten	Stiel oben	Mittel- zelle	Köpf- chen
0,36 Mol.	+	—	—	—	0,36 Mol.	—	—	—	—
0,39 „	+	—	—	—	0,39 „	+	—	—	—
0,42 „	+	+	+	—	0,42 „	+	+	+	—
0,45 „	+	+	+	+	0,45 „	+	+	+	+
0,48 „	+	+	+	+	0,48 „				
0,51 „					0,51 „				
0,54 „					0,54 „				
0,57 „					0,57 „				
0,6 „					0,6 „				

Die Tabellen lassen lediglich die osmotischen Werte bei Grenzplasmolyse ablesen. Es sind dies nicht die osmotischen Werte der Zellen selber (also nicht der Zellen bei Vollturgescenz). Dennoch sind sie geeignet, ein gewisses Bild der osmotischen Abstufungen im Zellverbände des Haares zu geben. Hiernach ist folgendes zu sagen. Der osmotische Wert sämtlicher Zellen erscheint ziemlich hoch; denn bei Grenzplasmolyse schwankt er zwischen 0,36 und 0,54 Mol. Rohrzucker. Dabei haben die unteren Stielzellen die niedrigsten, die oberen ansteigend höhere und die Köpfchenzellen die höchsten Werte. Was die Mittelzelle anbetrifft, so ist für sie, da ihre Wandung starr ist, der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse der osmotische Wert dieser Zelle selber. Zahlenmäßig ist er aus obigen Tabellen mit 0,39—0,42 bzw. 0,42—0,45 Mol. bei Luffa, mit 0,36—0,39 Mol. bei Trichosanthes und mit 0,36—0,39 bzw. 0,39—0,42 Mol. Rohrzucker anzusetzen. Sie würden Turgorgrößen von 9,875—11,741 Atmosphärendruck entsprechen¹⁾.

Die durch obige Ermittlungen gewonnene Vorstellung über das Ansteigen des osmotischen Wertes innerhalb des Haares von unten nach oben kann nicht hingenommen werden, ohne für einige Fälle auch die wirklichen Turgescenzverhältnisse zu berücksichtigen. Hierzu muß eine andere Methode als die plasmolytische gewählt werden.

Ich verfuhr in folgender Weise: Ein nach einem bestimmten Merkmal genau festgelegtes Haar wurde in Länge und Breite der einzelnen Zellen gemessen, außerdem eine Zeichnung mit dem Abbeschen Apparat gemacht. Hierauf kam das Präparat nacheinander in abgestufte Saccharoselösungen, indem jedesmal Länge und Breite der Zellen neu bestimmt und das Spiegelbild der Zeichnung verglichen wurde.

1) Entnommen einer Tabelle von Ursprung und Blum (a, S. 533).

Cucumis sativus.

1. Haar.			2. Haar.		
Köpfchen	0,42	Mol.	Köpfchen	0,45	Mol.
Mittelzelle.	(0,36	")	Mittelzelle.	(0,36	")
Stiel	0,36	"	Stiel	0,36	"
	0,39	"		0,36	"
	0,36	"		0,36	"
	0,33	"		0,33	"
	0,36	"		0,35	"
	0,33	"		0,33	"
	0,33	"		0,33	"
	0,33	"		0,33	"

Hier sind nun die wirklichen osmotischen Werte gegeben, wie sie jeder Zelle in natürlichem Zustande eigen sind. Wieder tritt hervor, daß der osmotische Wert — im ganzen genommen — von der Basis nach dem Köpfchen der Haare ansteigt.

C. Die Turgordehnung der Membranen.

Bei der Bestimmung der Turgordehnung der Membranen ließ ich KNO_3 -Lösung durchsaugen, bis Plasmolyse eingetreten war, und bestimmte die Länge und Breite der einzelnen Zellen vor und nach der Plasmolyse, und zwar an demselben Haar. Die Zahlen beziehen sich auf die einzelnen Zellen von dem Köpfchen nach der Basis der Trichome fortschreitend. Die Mittelzelle ist unterstrichen. Da es nur auf relative Werte ankommt, sind die Maße in Teilstrichen angegeben.

Wenn ich die Turgordehnung der Membran nach der von Pfeffer eingeführten Methode bestimme, indem ich die Zellenlänge bei Turgescenz mit L und diejenige nach völliger Entspannung mit L_0 bezeichne, so ist die Turgordehnung in der betreffenden Richtung $\frac{L-L_0}{L_0}$ oder in Prozenten der Länge der betreffenden Membran ausdrückbar:

1. Haar.**Cucumis sativus.**

Länge:		Turgordehnung in %
turgeszent (L)	entspannt (L_0)	
Köpfchen	10	25
Mittelzelle	<u>4</u>	<u>0</u>
Stiel	5	0
	9	12,5
	15	15,4
	16	6,7
	16	6,7
	20	11,1
Gesamtlänge des Stieles	<u>81</u>	<u>9,46</u>
	74	

2. Haar.

Länge:		Turgordehnung in %
turgeszent (L)	entspannt (L ₀)	
Köpfchen 8	6	33,3
Mittelzelle 2	2	0
Stiel 3	2,5	20
	3	20
	5	25
	7	16,7
	12	33,3
	17	30,7
	18	12,5
	15	15,4
Gesamtlänge des Stieles 80	66	21,2

Luffa cylindrica.

Da es sich bei dieser Cucurbitacee um eine große Anzahl von Zellen handelt, die im Stiel und Köpfchen ziemlich gleichartig aussehen, wurde nicht die Turgordehnung für jede einzelne Zelle bestimmt, sondern nur die Gesamtheit der Stiel- und Köpfchenzellen:

1. Haar.

turgeszent (L)	entspannt (L ₀)	Turgordehnung in %
Länge des Köpfchens 107	89	20,2
„ „ Stiels 107	84	27,4

2. Haar.

turgeszent (L)	entspannt (L ₀)	Turgordehnung in %
Länge des Köpfchens 95	77	23,38
„ „ Stiels 118	105	12,38

1. Haar.

Citrullus Colocynthis.

Länge:		Turgordehnung in %
turgeszent (L)	entspannt (L ₀)	
Köpfchen 5	5	0
3	3	0
3	3	0
6	4,5	33,3
Mittelzelle 3	3	0
Stiel 2,5	3	?
6	5	25
5	5	0
7	6	16,7
Gesamtlänge des Haares 40,5	37,5	8

2. Haar.

Länge:		Turgordehnung in %
turgeszent (L)	entspannt (L ₀)	
Köpfchen 7	6	16,66
6	5	20
3	2,5	20
Mittelzelle 3	3	0
Stiel 4	3,5	14,29
5	5	0
5	5	0
Gesamtlänge des Haares 33	30	10,2

Benincasa cerifera.

	Länge		Turgordehnung in %
	turgeszent (L)	entspannt (L ₀)	
Köpfchen	8	6	33,33
	6	5	20
	10	7	42,86
Mittelzelle	5	5	0
Stiel	7	6	16,66
	16	15	6,66
	14	13	7,69
	26	24	2,04
	17	14	21,43
	17	16	6,66
	20	18	11,11
	10	10	0
	5	5	0
Gesamtlänge des Haares .	161	144	4,9

Nach diesen Messungen ergibt sich das allgemeine Bild, daß die Membranen der Haarzellen sehr dehnbar sind. Sie nehmen infolgedessen beim Aufhören der Turgeszenz durchweg an Länge ab. Die stärkste Membranspannung ist bei den Zellen der Köpfchen zu beobachten. Hier beträgt die Turgordehnung in der Längsrichtung — je nach dem Objekt — durchschnittlich 6,6—33,3%; im Höchsfalle wurden 42,86% errechnet. Nur in seltenen Fällen konnte gar keine Membranspannung festgestellt werden. Ähnliche Verhältnisse gelten für die Zellen des Stieles. Auch hier zeigt sich Unveränderlichkeit der Membran selten. Durchschnittlich ist sie im turgeszenten Zustande der Zelle um 4,9—27,4% gespannt. Als Höchstwert wurde 33,3% gemessen.

Die Quermembranen zeichnen sich offenbar durch eine geringere Dehnbarkeit aus. Jedenfalls erleiden sie durch die Turgeszenz der Zelle gewöhnlich eine Längenveränderung von etwa 10%; doch konnte in einem Einzelfalle auch eine solche von 35,7% notiert werden. Es soll hier nicht weiter untersucht werden, warum im erschlafften Zustande der Zelle die Quermembranen — wie dies ja auch sonst häufig im pflanzlichen Gewebe beobachtet wird — an Länge zunehmen, wofür als Beispiel die zahlenmäßigen Verhältnisse für ein Haar von *Cucumis sativus* angeführt seien:

	Breite:	
	Zelle turgeszent	Zelle entspannt
Köpfchen	9	8
Mittelzelle. . . .	8	8
	10	10
	10	11
Stiel	12	13
	12	14
	13	15
	13	16
	14	18
	14	20

Durchaus verschieden von allen übrigen Zellen des Haarverbandes verhalten sich die Membranen der Mittelzelle. In keinem Falle konnte weder für die Längs- noch Quermembranen eine Längenveränderung gemessen werden. Im Gegensatz zu den Membranen der übrigen Haarzellen muß die Wandung der Mittelzellen als weitgehend starr bezeichnet werden. Doch bedarf dieser Befund einer gewissen Einschränkung; denn in einigen Fällen war festzustellen, daß die untere Quermembran der Mittelzelle sich bei Anwendung plasmolytischer Mittel nach innen vorwölbte, was für eine gewisse Dehnbarkeit dieser Membran spricht. Die Starrheit der übrigen Teile der Mittelzellwandung ist

ohne weiteres aus den für die Mittelzelle eigentümlichen Verholzungs- und Verkorkungserscheinungen verständlich.

D. Turgeszenz und Saugkraft der Haarzellen.

a) Zustand der Turgeszenz.

Um einige Aufschlüsse über das bei den Haaren herrschende Gefälle der Saftbewegung zu erhalten, versuchte ich, die Größe der Saugkraft der einzelnen Zellen zu bestimmen.

Saugkräfte machen sich bekanntlich nur bei Zellen geltend, die nicht voll turgeszent sind, deshalb haben Saugkraftbestimmungen nur dann Zweck, sobald Zellen im Trichom nicht die volle Turgeszenz besitzen. Ich mußte deshalb den Saugkraftbestimmungen eine Prüfung der Haarzellen auf ihre Turgeszenz vorausschicken.

Ich verfuhr dabei in folgender Weise: Schnitte, die von eingetopften Pflanzen entnommen waren, wurden augenblicklich in Paraffinöl gelegt und die Länge und Breite der einzelnen Haare bestimmt; dann ließ ich sie etwa eine Stunde im Wasser liegen und stellte wieder Länge und Breite der Zellen fest. Hatten diese Maße zugenommen, so war die betreffende Zelle in normalem Zustande nicht voll turgeszent.

Die Bestimmungen ergaben folgendes:

1. *Cucumis sativus*.

1. Haar. (Maße in Teilstreichen.) (Leitz' Okular III, Objektiv 7.)

	Länge:		Breite:		Volumen- veränderung
	Öl	Wasser	Öl	Wasser	
Köpfchen . .	24	24 0	15	15 0	0
Mittelzelle . .	3	3 0	17	17 0	0
Stiel	8	10 +	19	19 0	+
	30	30 0	19	21 +	+
	42	46 +	20	21 +	+
	36	42 +	20	20 0	+

2. Haar.

	Länge:		Breite:		Volumen- veränderung
	Öl	Wasser	Öl	Wasser	
Köpfchen. . .	25	25 0	15	15 0	0
Mittelzelle . .	5	5 0	14	14 0	0
Stiel	6	6 0	17	17 0	0
	11	11 0	20	20 0	0
	17	17 0	20	20 0	0
	31	31 0	18	18 0	0
	21	21 0	21	21 0	0

3. Haar.

	Länge:		Breite:		Volum- veränderung
	Öl	Wasser	Öl	Wasser	
Köpfchen. . .	19	19 0	32	32 0	0
Mittelzelle . .	15	15 0	6	6 0	0
Stiel	17	19 +	7	9 +	+
	20	21 +	16	17 +	+
	20	20 0	20	21 +	+
	21	21 0	34	34 0	0
	22	20 0	21	21 0	0

2. Benincasa cerifera.**1. Haar.**

(Leitz' Immersion Objektiv 8, Okular 3.)

	Länge:		Breite:		Volum- veränderung
	Öl	Wasser	Öl	Wasser	
Köpfchen. . .	35	35 0	25	25 0	0
Mittelzelle . .	10	10 0	18	18 0	0
Stiel	7	7 0	20	22 +	+
	12	12 0	24	26 +	+
	15	15 0	30	31 +	+
	27	27 0	30	32 +	+
	45	45 0	30	32 +	+
	70	70 0	32	35 +	+
	35	35 0	36	38 +	+

2. Haar.

	Länge:		Breite:		Volum- veränderung
	Öl	Wasser	Öl	Wasser	
Köpfchen. . .	40	42 +	43	48 +	+
Mittelzelle . .	20	20 0	38	38 0	0
Stiel	32	34 +	27	31 +	+
	38	38 0	26	26 0	0
	57	64 +	24	24 0	+
	90	102 +	27	28 +	+
	96	106 +	30	30 0	+
	120	?	35	? ?	?
	70	?	30	30 0	?

Es geht aus diesen Beispielen hervor, daß die Zellen der Trichome oft nicht turgeszent sind. Irgend eine Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen mit voller Turgeszenz und nicht voll turgeszenten läßt sich aus den Beispielen nicht ableiten.

b) Saugkraft.

Da also Zellen vorkommen, die wegen ihres nicht voll turgeszenten Zustandes eine gewisse Saugkraft besitzen müssen, nahm ich Saugkraftbestimmungen vor.

b₁) Methodik.

Ich wählte dazu die von Ursprung und Blum (S. 537) angewandte Methode II: Bringt man eine Zelle mit der Saugkraft S in eine Rohrzuckerlösung mit der Saugkraft $> S$, so muß das Volumen abnehmen, in der Zuckerlösung mit der Saugkraft $< S$ dagegen zunehmen, in einer Lösung mit der Saugkraft S bleibt sie unverändert. Es muß also eine Zuckerlösung ausfindig gemacht werden, bei der das Volumen der Zelle konstant bleibt. Die Autoren verfahren praktisch in der Weise, daß sie in Paraffinöl eine Zelle zeichnen und den Umfang genau maßen, eventuell auch die Dicke bestimmten. Durch Probieren suchten sie dann zwei Zuckerlösungen, von denen die eine das Zellvolumen etwas verringerte, die andere etwas vergrößerte. Die indifferente Konzentration mußte dann zwischen diesen beiden Werten liegen.

Trotz der Einfachheit dieser Methode bot ihre Anwendung auf die Zellen der Haargebilde große Schwierigkeiten, und es war aus folgenden Gründen kaum möglich, zu einwandfreien Resultaten zu kommen:

1. Die Saugkraftbestimmungen hatten für meinen Zweck nur Wert, wenn sie für jede Zelle ausgeführt werden konnten, um daraus Schlüsse auf das Gefälle der Saugkraft für das gesamte Haar zu ziehen. Nun besteht aber ein solches Haar aus etwa 8—10 Zellen. Jede dieser Zellen könnte eine verschiedene Saugkraft besitzen, also auch eine besondere Zuckerkonzentration erfordern. Das Haar mußte in diesem Falle also 10 Zuckerlösungen wechseln. In jeder Zuckerlösung muß es etwa $\frac{1}{2}$ —1 Stunde liegen, so daß der Aufenthalt in den Lösungen 5—10 Stunden erfordern würde. Daß in dieser langen Zeit Veränderungen durch die Lösungen stattfinden, ist wohl selbstverständlich. Es stellte sich bei den Bestimmungen allerdings heraus, daß nur etwa 4—5maliger Wechsel der Zuckerkonzentration nötig war, wozu im ganzen 3—4 Stunden gebraucht wurden; aber auch hier kann man kaum die Annahme zulassen, daß am Schlusse der Messungen in den Zellen dieselben Konzentrationsverhältnisse herrschen wie am Beginn.

2. Damit steht eine andere Schwierigkeit im Zusammenhange. Die Schnitte mußten die Lösungen oft wechseln, aus der Lösung auf den

Objektträger gebracht werden, usw. Es handelt sich aber bei den Haaren vielfach um langgestreckte, sehr labile Gebilde, die rein mechanisch durch diese Operationen Veränderungen in der Form und Lage erleiden können. Daher haben die nachfolgenden Bestimmungen keinen Anspruch auf absolute Sicherheit.

Meine Untersuchungen gestalteten sich in folgender Weise: In Schälchen hatte ich Saccharoselösungen in Konzentrationen von 0,25 bis 0,45 Mol., und zwar in Abstufungen von 0,01 Mol. Die Präparate kamen auf den Objektträgern in Paraffinöl, das Deckglas wurde, um ein Drücken der Schnitte zu vermeiden, gestützt. Zwecks Fixierung fertigte ich in Umrissen eine Zeichnung des Präparates mit dem Abbeschen Zeichenapparat an und markierte zum späteren Auffinden 1—3 Haare auf der Zeichnung. Dann erfolgte Messung der Länge und Breite der einzelnen Trichomzellen. Eine Tiefenmessung war wegen Undurchsichtigkeit des Inhaltes nicht möglich, auch kaum erforderlich; denn die Zellen, mit Ausnahme des Köpfchens, sind zylindrisch. Wenn ich also die Breite der Zellen bestimmte, hatte ich gleichzeitig den Radius der Grundfläche des Zylinders; der Inhalt ist demnach nach der Formel $r^2 \cdot \pi \cdot l (= \text{Länge der Zelle})$ zu berechnen. Auch diese Berechnung ist in den meisten Fällen nicht erforderlich. Findet eine Veränderung nur in der einen Richtung statt oder in beiden Richtungen in demselben Sinne, so ist damit ohne weiteres eine Zu- (+) oder Abnahme (—) des Volumens gekennzeichnet. Nur dort, wo eine Veränderung der Maße in den beiden Richtungen im entgegengesetzten Sinne (z. B. Abnahme der Länge, Zunahme der Breite) erfolgte, mußte das Volumen errechnet werden. Solche Fälle kamen aber verhältnismäßig sehr selten vor. Bei den Köpfchen, wo es sich nicht um zylindrische Zellgebilde handelt, stellte ich Länge und größte Breite fest, fertigte aber gleichzeitig eine Zeichnung an, um die Veränderungen des Umfanges des gesamten Köpfchens prüfen zu können. Nach der Messung im Paraffinöl kamen die Präparate in die Saccharoselösungen, wo sie etwa $\frac{3}{4}$ —1 Stunde liegen blieben, darauf wurden die Zellen von neuem gemessen, bis ich die Konzentration festgestellt hatte, bei welcher der Indifferenzpunkt für die Volumveränderung anzunehmen war. Erfolgte überhaupt keine Volumenzunahme, auch in Wasser nicht, so war die Saugkraft der betreffenden Zelle, weil sie turgeszent war, gleich 0 zu setzen. In allen übrigen Fällen aber war die Größe der Saugkraft gleich der Konzentration bei dem Indifferenzpunkt.

Tabelle I.

b₂) Ermittelte

	Paraffinöl		Saccharose														
			0,29 Mol.					0,30 Mol.					0,32 Mol.				
	L.	Br.	L.	±	Br.	±	Vol.	L.	±	Br.	±	Vol.	L.	±	Br.	±	Vol.
Köpfchen 1.	34	47	43	0	47	0	0	40	+	47	0	—	40	—	47	0	—
Mittelzelle 2.	7	35	7	0	35	0	0	7	0	35	0	0	7	0	35	0	0
3.	12	32	11	—	31	—	—	11	—	30	—	—	10	—	31	—	—
4.	35	30	37	+	30	0	+	35	0	30	0	0	32	—	30	0	—
5.	57	29	60	+	29	0	+	57	0	29	0	0	55	—	29	0	—
6.	77	29	80	+	29	0	+	78	+	29	0	+	78	+	30	+	+
7.	86	31	88	+	32	+	+	86	0	31	0	0	85	—	30	—	—
8.	92	30	95	+	32	+	+	94	+	32	0	+	94	+	33	+	+
9.	50	29	50	0	29	0	0	51	+	30	+	+	51	+	30	+	+
10.	32	30	35	+	30	0	+	35	+	30	0	+	34	+	30	0	+

Tabelle II.

	Paraffinöl		Saccharose												
			0,29 Mol.				0,30 Mol.				0,32 Mol.				
	L.	Br.	L.	±	Br.	±	Vol.	L.	±	Br.	±	Vol.	L.	±	Br.
Köpfchen	20	43	20	0	45	+	+	19	—	40	—	—	15	—	37
	17	47	17	0	47	0	0	17	0	45	—	—	17	0	42
Mittelzelle	12	35	12	0	35	0	0	12	0	35	0	0	12	0	35
	7	27	10	+	27	0	+	7	0	30	+	+	7	0	27
	10	28	13	+	28	+	+	12	+	30	+	+	10	0	26
	52	30	54	+	30	0	+	52	0	30	0	0	50	—	30
	63	30	62	—	28	—	—	62	—	28	—	—	60	—	28
	55	26	55	0	26	0	0	55	0	30	+	+	55	0	26
	35	27	40	+	28	+	+	35	0	25	—	—	35	0	25

Tabelle III.

	Paraffinöl		Saccharose														
			0,29 Mol.					0,30 Mol.					0,32 Mol.				
	L.	Br.	L.	±	Br.	±	Vol.	L.	±	Br.	±	Vol.	L.	±	Br.	±	Vol.
Köpfchen	40	45	40	0	45	0	0	40	0	45	0	0	40	0	45	0	0
Mittelzelle	13	36	13	0	36	0	0	13	0	36	0	0	13	0	36	0	0
	38	32	40	+	33	+	+	41	+	32	0	+	39	+	32	0	0
	57	30	59	+	30	0	+	60	+	30	0	+	60	+	31	+	+
	78	26	75	+	26	0	+	78	+	26	0	+	76	+	27	+	+
	97	30	100	+	30	0	+	100	+	30	0	+	99	+	30	0	+
	77	30	80	+	30	0	+	79	+	30	0	+	80	+	30	0	+
	95	30	100	+	30	0	+	95	0	30	0	0	97	+	31	+	+
	63	30	70	+	30	0	+	63	0	30	0	0	69	+	31	+	+

Haare von der Blüte

x L = Zelllänge.

Br. = Zellbreite.

+ = Zunahme.

Werte.

0,34 Mol.					Wasser					Saugkraft in Mol. Rohr- zucker	Saugkraft in Atmosphären	Bemerkungen
L.	±	Br.	±	Vol.	L.	±	Br.	±	Vol.			
38	—	45	—	—	33	0	47	0	0	0	0	Grenzplasmolyse 0,3 Mol. Saccharose Grenzplasmolyse 0,35 Mol. Saccharose
17	0	35	0	0	7	0	35	0	0	0	0	
12	0	30	—	—	12	0	34	+	+	0,29	7,838	
31	—	28	—	—	44	+	31	+	+	0,30	8,129	
54	—	29	0	—	62	+	30	+	+	0,31	8,429	
74	—	28	—	—	92	+	30	+	+	0,33	9,002	
84	—	31	0	—	95	+	32	+	+	0,31	8,420	
88	—	30	0	—	100	+	34	+	+	0,33	9,002	
47	—	29	0	—	59	0	30	+	+	0,33	9,002	
28	—	30	0	—	35	+	30	0	+	0,33	9,002	

0, 34 Mol.							Wasser				Saugkraft in Mol.	Saugkraft in Atmosphären	
±	Vol.	L.	±	Br.	±	Vol.	L.	±	Br.	±	Vol.		
—	—	16	—	37	—	—	22	+	44	+	+	0,295	7,933
—	—	17	—	42	—	—	18	+	47	+	+	0,29	7,838
0	0	12	0	35	0	0	12	0	35	0	0	0,0	0
0	0	7	0	25	—	—	9	+	27	+	+	0,33	9,002
—	—	10	0	27	—	—	16	+	28	0	+	0,31	8,420
0	—	48	—	30	—	—	35	+	30	0	+	0,30	8,129
—	—	58	—	28	—	—	75	+	30	0	+	0,29	7,838
0	0	54	—	24	—	—	57	+	26	0	+	0,33	9,002
—	—	35	0	25	—	—	40	+	27	0	+	0,295	7,933

0,34 Mol.					0,36 Mol.					Wasser					Saugkraft in Mol.	Saugkraft in Atmosphären
L.	±	Br.	±	Vol.	L.	±	Br.	±	Vol.	L.	±	Br.	±	Vol.		
40	0	45	0	0	36	0	45	0	0	40	0	45	0	0	0	0,38 Grenzplasmolyse 0,36 „
30	0	36	0	0	33	0	36	0	0	13	0	35	0	0	0	
38	0	32	0	0	36	—	30	—	—	41	0	32	0	+	0,35	9,584
59	+	30	+	+	55	+	30	0	—	70	+	30	0	+	0,35	9,584
71	—	26	—	—	70	—	26	0	—	82	+	26	0	+	0,33	9,002
97	0	29	—	—	93	—	29	—	—	115	+	29	—	+	0,33	9,002
77	0	28	0	0	74	—	29	—	—	88	+	29	—	+	0,35	9,584
95	0	30	0	0	92	—	30	0	—	107	+	30	0	+	0,35	9,584
66	+	30	+	+	60	—	30	0	—	77	+	30	0	+	0,35	9,584

von *Benincasa cerifera*.

— = Abnahme.

0 = unverändert.

Vol. = Volumenveränderung.

b₃) Ergebnisse und Folgerungen.

Die Saugkräfte für den besonderen Fall der *Benincasa cerifera* halten sich, wie aus vorstehenden Tabellen ersichtlich, in schwankenden Werten — wenn man von den vorkommenden Nullwerten absieht — zwischen 0,29 und 0,35 Mol Rohrzucker oder 7,8—9,6 Atmosphären. Es kann nicht behauptet werden, daß innerhalb eines Haares ein Gefälle der Saugkraft von oben nach unten oder umgekehrt beobachtet wurde. Andererseits brauchen die in den Zahlen ausgedrückten Verschiedenheiten nicht unbedingt auf die tatsächlichen Verhältnisse bezogen zu werden. Sie finden möglicherweise ihre Erklärung in den bereits geschilderten Mängeln der Methodik. Wir müssen bekennen, daß wir über den Zustand der Saugkräfte in den einzelnen Zellen unter natürlichen Bedingungen, wie z. B. bei Sekretion des Drüsenhaares oder bei Wasseraufnahme oder sonst, nichts aussagen können. Es wird nicht stets ein regelmäßiges Gefälle vorhanden sein, sondern unter Umständen werden auch Stoffwechselumsetzungen, wie der tatsächlich beobachtete Transport von Stärke (vgl. Kapitel V), lokale Saugkraftänderungen bedingen.

Anders verhält es sich mit der Mittelzelle. Der Wert ihrer Saugkraft wurde stets mit Null ermittelt, so daß er in den Tabellen auffällig hervortritt. Diese Erscheinung ist leicht zu ergründen. Gleichviel welchen osmotischen Wert auch die Mittelzelle habe (vgl. solche Werte auf S. 50 und 52), für die Größe der Saugkraft kommt nur in Betracht, daß ihre Membranen nicht gedehnt werden können. Solange nicht das Protoplasma von der Zellwand abgehoben ist, vermag diese Zelle keine Saugung auszuüben, da ihr starres Wandsystem eine Wasseraufnahme über das unveränderliche Volumen hinaus nicht zuläßt. Diese Tatsache dürfte von prinzipieller Bedeutung für die Wasserbewegung in einem Drüsenhaar sein und ein gewisses Licht auf die Funktion der Mittelzelle selber werfen.

Die Eigentümlichkeit der Mittelzelle ist nämlich mit der Erkenntnis, daß sie keine Saugkraft hat, noch nicht erschöpft.

1. Vergegenwärtigen wir uns, daß eine normale Gewebezelle, d. h. eine solche mit dehnbarer Membran, im Zustande der Vollturgescenz keine Saugkraft besitzt, daß dieselbe Zelle, ganz gleich welchen osmotischen Wert sie auch immer habe, sofern sie nur vollturgeszent, von jeder nicht vollturgeszenten Nachbarzelle besaugt wird. Hierbei spielt auch bei der Nachbarzelle die Höhe des osmotischen Wertes keine Rolle. Für die Wasserbewegung in einem Gewebe ist lediglich das Sättigungsdefizit der verschiedenen Zellen maßgebend.

2. Die Verhältnisse liegen aber anders bei Zellen mit starrem Wandsystem. Hier wird die Saugung bzw. Besaugung geregelt durch das Verhältnis der jeweiligen osmotischen Konzentrationen der verschiedenen Zellen zueinander, worauf hier nicht näher eingegangen werden soll.

3. Eine dritte Möglichkeit liegt vor, wenn Zellen mit starrer Membran kombiniert sind mit Zellen, welche dehnbare Membranen besitzen. Dieser Fall trifft zu für das Drüsenhaar der Cucurbitaceen, wo die starre Mittelzelle von dehnbaren Stiel- und Köpfchenzellen begrenzt wird.

Ist schon gleich die Saugkraft einer Zelle mit starrer Membran im Zustande der Wassersättigung gleich Null, so vermag doch nicht jede benachbarte Zelle mit Sättigungsdefizit — die ja an sich Saugkraft besitzt — sie zu besaugen. Wir haben hier eine Kombination obiger Fälle 1. und 2., d. h. aber, die Wasserbewegung wird bestimmt durch den Komplex von Sättigungsdefizit und osmotischer Konzentration. Es soll nicht unsere Aufgabe sein, die Möglichkeiten, welche denkbar sind, hier zu erläutern, nur eine scheint uns von wesentlicher Bedeutung. Es ist jene (welche durch die gefundene tatsächlich verwirklicht ist), daß die Zelle mit starrem Wandsystem (Mittelzelle) wassergesättigt ist, also keine Saugung entwickeln kann, gepaart ist mit dehnbar behäuteten Zellen, welche ungesättigt sind. Trotz der tatsächlichen Saugkraft dieser dehnbaren Zellen ist sie so lange wirkungslos, wie sie nicht diejenige Saugkraft übersteigt, welche der Mittelzelle vermöge ihrer osmotischen Konzentration zukäme, wenn die Mittelzelle völlig unbehäutet wäre.

Wir sind über das tatsächliche Verhältnis der Saugkräfte schlecht unterrichtet. Ich habe bereits oben dargelegt, daß technische Schwierigkeiten der Bestimmung genauer Saugkraftgrößen entgegenstehen. Man kann wohl dennoch behaupten, daß die Ziffern für die Saugkräfte für die verschiedenen Zellen sich in demselben Bereich halten mögen. Aber unter natürlichen Verhältnissen wird — wenigstens zu Zeiten — ein Gefälle angenommen werden müssen, damit eine Saftbewegung zustande kommt. Ergriffe das Gefälle die Mittelzelle in üblicher Weise, so müßte unter natürlichen Bedingungen zum mindesten gelegentlich in ihr Plasmolyse bemerkt werden. Plasmolyse konnte ich trotz vielfacher Beobachtungen niemals auffinden. So ist die Vorstellung berechtigt, daß die Mittelzelle innerhalb des Haargebildes in das dort zeitweilig bestehende Saugungsgefälle lediglich eingeschaltet ist. Sie verhält sich gleichsam wie ein neutrales Zwischenstück, das nur insofern von dem Gefälle ergriffen wird, als ein Wasserstrom infolge des gegenseitigen Saugungsausgleiches der Zellen vor und hinter ihr durch sie hindurchführt, ohne

daß sie Strom und Saugung aktiv beeinflusst. Beeinflusst wird die Strömung nur insofern, als die Mittelzelle einen tatsächlichen Widerstand darstellt.

So läuft auch diese Betrachtung auf dieselbe Anschauung hinaus, die schon aus den anatomischen Befunden im Verein mit dem im nächsten Kapitel dargestellten Färbungsverhalten und aus den Untersuchungen über das gehemmte Fortschreiten von plasmolysierenden Lösungen durch die Mittelzelle sich uns dargeboten hatte, ohne daß wir sie früher ausgesprochen hätten. Unter den mannigfachen Haargebilden, welche die Cucurbitaceen bieten, sind nur gewisse Drüsenhaare, und zwar jene, welche wässerig sezernieren, mit der Mittelzelle ausgerüstet. Diese Mittelzelle ist als eine Filtereinrichtung innerhalb des Betriebes solcher Drüsenhaare anzusehen.

VIII. Aufnahme von Farbstoff- und Salzlösungen.

Zu dieser Frage habe ich nur wenige Versuche angestellt. Ich wollte prüfen, ob die mit einer Mittelzelle ausgestatteten Drüsenhaare befähigt sind, Wasser bzw. Lösungen aufzunehmen. Daß sie mittels der Köpfchenzellen wässrige Sekrete sezernieren können, wurde ja bereits früher (Kap. VI) bewiesen. Ferner war es wünschenswert, das Verhalten der Mittelzelle bei den Aufnahmevorgängen zu beobachten.

Nun hat bereits Friedrich Zimmermann (S. 170 ff.) Drüsenhaare einiger Cucurbitaceen auf ihr Vermögen, Farbstofflösungen aufzunehmen, untersucht. Er verwendete Lösungen von Methylenblau, Eosin und bemerkte, daß diese Farbstoffe wohl in die Zellen des Köpfchens eindringen, nicht aber in die Zellen des Stieles weitergeführt werden, denn sie erreichen höchstens die oberste Stielzelle (Mittelzelle). So kommt Zimmermann zu dem Schluß, es sei ihm nicht gelungen, eine Aufnahme von Flüssigkeiten in dem Sinne nachzuweisen, daß man sagen könne, sie würden von den Drüsenhaaren bis ins Gewebe geleitet.

Die Befunde Zimmermanns konnte ich leicht bestätigen, wofür ich folgenden Fall anführe. Die Blätter junger Pflanzen von *Cucumis sativus* wurden innerhalb eines feuchten Raumes mit Methylenblaulösung von 0,1 oder 0,01% betropft und nach 24 Stunden auf ihre Drüsenhaare untersucht. Das Methylenblau hatte die Köpfchen völlig gefärbt, es war also eingedrungen. Dagegen waren die Zellen des Stieles und die des Blattgewebes farblos. Bemerkenswert ist dabei, daß die Mittelzelle die scharfe Grenze zwischen gefärbten und ungefärbten Teilen des Haares darstellte, indem sie selber Farbstoff aufgenommen hatte.

Der Versuch sagt nichts darüber aus, ob ebenso das Wasser der Farblösung bei der Mittelzelle halt machte. Auch braucht es nicht für anders geartete Farblösungen zu gelten. Aufnahme, verbunden mit Weiterleiten einer Lösung, konnte ich für 0,2%ige Kochsalzlösung erweisen; die mit ihr behandelten Blätter prüfte ich mit Uranylazetat auf das Vorhandensein von NaCl in den Drüsenhaaren. Sämtliche Zellen der Haare wiesen die charakteristischen Kristalle von Natriumuranylazetat auf. Auch mit anderen Lösungen konnte ich erweisen, daß die in Frage kommenden Drüsenhaare der Cucurbitaceen wirklich auch wasseraufnehmende Organe sind. Der oben mitgeteilte negative Ausfall des Versuches mit Methylenblau stellt einen der vielen Fälle dar, wo der Farbstoff selber nicht über die Mittelzelle hinausgeführt werden kann, denn die Zellen des Stieles zeigen in ihrem Speicherungsvermögen für Methylenblau durchaus keinen sichtbaren Unterschied gegenüber den Zellen des Köpfchens. Am Stiel abgeschnittene Haare lassen ebenfalls die Färbung in sämtlichen Stielzellen eintreten.

Ich habe eine Reihe Versuche mit anderen Lösungen ausgeführt. Zum Teil zeigten sie eine Fortleitung der gelösten Stoffe durch das gesamte Haargebilde, zum Teil lediglich eine Aufnahme in den Zellen des Köpfchens; dafür folgende Belege:

1. Borax-Methylenblau. Abgetrennte Haare ergaben dieses Bild. Es färbten sich die Köpfchenzellen sofort. Der Farbstoff sammelte sich hier stark an, wurde indes nicht in die Mittelzelle geleitet. Zugleich — mit einer gewissen Verzögerung gegenüber der Anfärbung des Köpfchens — drang der Farbstoff in die unteren Stielzellen ein, um allmählich nach dem Köpfchen zu fortzuschreiten. Schließlich erreichte er auf diesem Wege die Mittelzelle, welche sich ebenfalls bläute. Bei diesem Vorgange blieb das Plasma der Stiel- und Köpfchenzellen lebendig; die Lösungen von Kalisalpeter bewirkten bei ihnen Plasmo-lyse.

2. Ferrichlorid in 0,2%iger Lösung. Die mit ihr besprengten angewelkten Blätter und Blüten wurden abgespült und in gelbes Blutlaugensalz gelegt. Die Berliner Blaureaktion trat nur in den Köpfchen ein.

3. Methylengrün zeigt die Verhältnisse wie 1.

4. Eosin. Blätter von *Benincasa cerifera*, die ich in eine wässrige Lösung 3 Stunden eintauchte, ließen nur an den Köpfchen der Drüsenhaare eine rote Färbung erkennen. Nach 12 Stunden war das Eosin auch in den Stielzellen zu finden. An abgeschnittenen Haaren konnte ich die Verzögerung durch die Mittelzelle unmittelbar beobachten.

Durch Ätherdämpfe abgetötete Haare färbten sich in Eosinlösung augenblicklich der ganzen Länge nach.

5. Fuchsin dringt sehr langsam ein. Die endständigen Zellen der Köpfchen färbten sich bald. Das Weiterschreiten des Farbstoffes oben bzw. — bei abgeschnittenen Haaren — von unten geschieht sehr langsam. Die Mittelzelle verzögert die Farbstoffwanderung wie sonst.

6. Safranin mit Spuren Phenol. Das ganze Haar färbt sich intensiv und schnell, wobei dennoch ein Fortwandern in der Längsrichtung mit deutlicher Hemmung durch die Mittelzelle erkennbar war. Wenn ich Phenol wegließ, erhielt ich ein ähnliches Resultat, aber das Eindringen geschah viel langsamer.

7. Nilblau in Alkohol. Das Köpfchen wird ebenso wie in den anderen Fällen zuerst gefärbt. Der Farbstoff dringt nach einer Verzögerung über die Mittelzelle hinaus nach unten vor. Oft werden auch Zellen in der Mitte des Stieles gefärbt, ehe sie der Farbstofftransport von oben her oder unten her erreicht hat. Hier muß also der Farbstoff zugleich seitlich eingedrungen sein.

Es ergibt sich aus vorstehenden Versuchen, daß die benutzten Lösungen von Anilinfarbstoffen die Drüsenhaare in der Längsrichtung zum mindesten leichter durchwandern als quer. Vielleicht ist die Aufnahme in der Querrichtung gänzlich unmöglich, wenn man von Nilblau absieht, welches offenbar auch quer einzutreten vermag. Es steht dies im Einklang mit dem Ergebnis aus den Beobachtungen über das Fortschreiten der Plasmolyse (Kap. VII usw.), aus denen eine größere Durchlässigkeit der Quermembranen gegenüber den Längsmembranen gefolgert werden konnte.

Ein anderes Ergebnis ist dies, daß deutlich gesehen werden kann, wie die Mittelzelle dem Eindringen von Farbstoff- und Salzlösungen (Ferrichlorid) ein Hemmnis entgegenstellt, welches unter Umständen so wirksam sein kann, daß eine Weiterleitung in den Stiel überhaupt nicht stattfindet.

IX. Funktion der Mittelzelle.

Vergegenwärtigen wir uns, was wir an Tatsachen zur Verfügung haben, welche die Funktion der Mittelzelle erschließen lassen könnte:

Die Mittelzelle kommt, wie es scheint, wie aber durch Heranziehen analoger Fälle aus anderen Familien (vgl. Kap. X und XI) zur Gewißheit wird, in Organen bzw. Geweben zur Geltung, welche die Aufgabe haben, wässrige Lösungen (wässrige Sekrete im Falle der

Drüsenhaare und extranuptialen Nektarien bei den Cucurbitaceen) zu transportieren. Das in jeder Hinsicht gegenüber den übrigen Zellen des Haares unterschiedliche anatomische Verhalten der Mittelzelle läßt die Forderung berechtigt erscheinen, nach einer besonderen physiologischen Funktion der Mittelzelle zu suchen.

Die Mittelzelle zeigt niemals Chromatophoren (selbst Leukoplasten konnten in ihr nicht gesehen werden), die Stiel- und Drüsenhaare weisen stets Leukoplasten, die Stielzellen vielfach gelbe Chromoplasten auf. In der Mittelzelle werden in keinem Falle Stärkekörner angetroffen, welche für die übrigen Haarzellen eine gewöhnliche Erscheinung sind. Während die Protoplasten in den Haarzellen sich normal von der Wandung ablösen lassen, kann dies in der Mittelzelle nur an den Quermembranen bewirkt werden. An bzw. in der Längsmembran haftet das Plasma derartig zähe fest, daß es selbst mit den stärksten plasmolytischen Mitteln nicht befreit werden kann.

Die Membranen aller Haarzellen, außer der Mittelzelle, bestehen aus Zellulose, die Außenseite ist mit einer Kutikula überzogen, so daß die Längsmembranen zwei deutliche Lamellen (Zellulose-Cutin) aufzeigen. Die Lamellenstruktur fehlt der Längsmembran der Mittelzelle, sie ist einheitlich gebaut, und zwar besteht sie im Primärstadium aus Holzstoff einer besonderen Art (resistent gegen konzentrierte Schwefelsäure), im Sekundärstadium aus Holzstoff und Kork. Die Quermembranen bestehen aus Zellulose, vielfach lagert die obere Quermembran im Sekundärstadium Holzstoff normaler Reaktion ein.

Drüsen- und Stielzellen stellen volumenveränderliche Gebilde dar, insofern als sie infolge ihrer dehnbaren Membranen dem jeweiligen Turgeszenzgrad parallel verschiedene Größe haben können; die Mittelzelle ist ein starres Gebilde.

Es scheint bemerkenswert, daß ein Wassertransport innerhalb des Drüsenhaares nur in der Längsrichtung vonstatten geht, so daß er notwendigerweise die Mittelzelle passieren muß; denn die Längsmembranen sind nachgewiesenermaßen für wässrige Lösungen in hohem Grade undurchlässig, mithin kann Aufnahme und Abgabe von wässrigen Flüssigkeiten nur durch den Drüsenkopf erfolgen. Wenn auch innerhalb des Haares ein kontinuierliches Saugkraftgefälle aus technischen Gründen nicht ermittelt werden konnte, so ist dieses doch unter natürlichen Verhältnissen anzunehmen. Ob das Gefälle von innen nach außen oder umgekehrt verläuft, ist für unsere Betrachtung unwesentlich. Jedenfalls nimmt die Mittelzelle eine abweichende Stellung ein. Ihre Saugkraft wurde immer mit 0 ermittelt. Sie hat infolgedessen und wegen

ihrer besonderen Bauverhältnisse und Saugungsmöglichkeiten (die im Kap. VII D diskutiert worden sind) an dem Saugkraftgefälle innerhalb des Haares keinen aktiven Anteil. Vielmehr wird sie durchströmt lediglich vermöge der Saugung der benachbarten Zellen und bietet damit dem Strom einen Filterwiderstand. Dieser Widerstand zeigt sich deutlich, wenn ein Haar in osmotisch wirksamer Lösung fortschreitend plasmolysiert wird, wobei die Mittelzelle eine charakteristische Pause bewirkt. Jedoch dürfte sich die Filterwirkung nicht auf den Umstand beschränken, daß hier die Strömung vermindert wird. Vielmehr konnte gezeigt werden, daß tatsächlich gewisse Stoffe (vgl. Methylenblau Ferrichlorid) die Mittelzelle im lebenden Zustande überhaupt nicht zu durchschreiten vermögen. Sie werden durch die Mittelzelle zurückgehalten. Die Untersuchung auf eine möglichst große Anzahl von Stoffen auszudehnen, ist in vorliegender Arbeit noch nicht unternommen worden. Zweifellos geht bereits aus den wenigen Versuchen hervor, daß das Protoplasma der Mittelzelle andere Eigenschaften hat als dasjenige der übrigen Zellen des Haares und wahrscheinlich der — zumindest — meisten Zellen des Pflanzenkörpers überhaupt. Worin die unterschiedliche Eigenschaft besteht, ist vor der Hand nicht gewiß zu sagen, dürfte sich aber im wesentlichen auf die besonderen Permeabilitätsverhältnisse beziehen. In diesem Zusammenhange wäre darauf hinzuweisen, daß wir schon eine Reihe von Fällen kennen, wo gewisse Gruppen des Pflanzenreiches, wie die Bakterien (A. Fischer [10]), *Beggiatoa* (Ruhland [29]), andere Plasmapermeabilitäten zeigen, als uns sonst geläufig ist.

Nicht untersucht habe ich, ob nicht auch ein langsamer Transport von wässerigen Lösungen innerhalb der Längsmembranen des Drüsenhaares vor sich gehen könne. Die Möglichkeit ist im voraus nicht abzuweisen, keinesfalls vermöchte alsdann dieser Transport weiter als bis an die Längsmembran der Mittelzelle zu gehen, wenn sich diese im verkorkten Sekundärstadium befindet. Wie die Verhältnisse im Primärstadium liegen, wo die Längswandung der Mittelzelle mit einer Verholzung besonderer Art ausgestattet ist, bedürfte der experimentellen Prüfung. Aus Analogie zu den Befunden Ziegenspecks (S. 302 ff.) für die Endodermiszellen der Wurzeln (vgl. auch Kap. XI), die anatomisch der Mittelzelle vollständig gleich gebaut sind, ist indes zu entnehmen, daß die Längsmembranen der Mittelzelle im Primärstadium für eine Reihe von Stoffen impermeabel sein werden.

X. Über die weiteren Vorkommnisse der Mittelzelle.

Wie ich bereits in der Einleitung bemerkt habe, ist die Ausbildung einer der Mittelzelle ähnlichen Zelle oder Zellschicht bei Drüsenhaaren oder ihnen entsprechenden Organen eine durchaus nicht seltene Erscheinung:

a) Cucurbitaceen.

Man findet bei dieser Familie, wie bereits Friedrich Zimmermann (S. 190) mitgeteilt hat, auf der Unterseite der Blätter und der Probrakteen der meisten Arten extranuptiale Nektarien, die in der Regel eine grubige Einsenkung darstellen, welche mit farblosen, sezernierenden Zellen ausgestattet ist. Den Boden der Einsenkung bilden Zellen, welche in den Radialwänden dieselben strukturellen Verhältnisse wie die Mittelzelle der früher

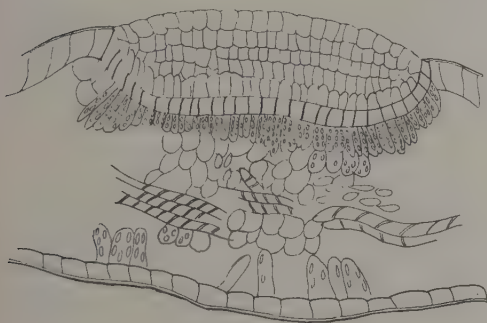


Fig. 50. 45,1

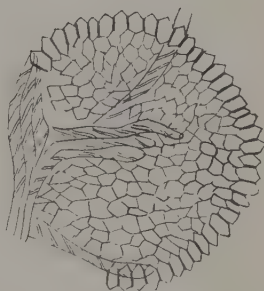


Fig. 51. 70,1

beschriebenen Drüsenhaare zeigen. Zur Orientierung mögen beistehende Figuren dienen, die sich auf den Bau eines von mir näher untersuchten extranuptialen Nektariums von *Luffa marylandica* beziehen. Fig. 50 vergegenwärtigt einen Quer-, Fig. 51 einen etwas schiefen Flächenschnitt.

Die Radialwände der Scheide — diese entspricht also der Mittelzelle — geben mit Phloroglucin und Salzsäure Holzreaktion. Besonders im Flächenschnitt hat man auf Grund der Lokalisation der Verholzung den Eindruck, als sei eine Endodermis mit Casparyschem Streifen vorhanden. In älteren Stadien tritt hier eine Suberineinlagerung ein. Zugleich können auch die Tangentialwände, besonders die äußeren, verholzen und verkorken. Oft greift die Verholzung auf die angrenzenden Zellen des Blattgewebes über. Der Scheide schließen sich nach innen gestreckte Palisadenzellen mit Chlorophyllkörnern an. In der Regel endet unter dem Nektarium ein Gefäßbündel.

Bedeutungsvoll scheint mir die Tatsache, wie Zimmermann angibt und ich bestätigen kann, daß es bei einigen Arten der Cucurbitaceen Nektarien gibt, bei denen die grubenförmige Vertiefung sich nur sehr flach ausbreitet, so daß dann die verholzte Scheide in gleicher Höhe mit der Epidermis zu liegen kommt und das sezernierende Gewebe emporgehoben ist. Ist das Gewebe sehr klein, so sind nur zwei verholzte Zellen, oder es ist gar nur eine solche Zelle vorhanden. Diese Nektarien gleichen dann vollkommen den Drüsenhaaren. So gibt es z. B. bei *Coccinia buicoensis* und *Coccinia kilimandjarica* auf den Probrakteen alle Übergänge von kleinen, in grubenförmige Vertiefungen eingesenkten Nektarien zu denen, die auf einem über die Blattfläche erhabenen Stiele stehen; zur Erläuterung untenstehende Figuren:

Zimmermann (Heft 2, S. 29) teilt ähnliche Übergänge für *Byronopsis lacimiosa* mit.

Diese Übergangsformen erinnern, wie man sieht, sowohl an die mit einer grubenförmigen Scheide und Füllgewebezellen versehenen



Fig. 52.



Fig. 53.



Fig. 54.

Fig. 52—54. Nektarien auf den Probrakteen von *Coccinia buicoensis*. 120/1

Nektarien, etwa wie bei *Luffa marylandica* (Fig. 50 und 51), wie andererseits an die von mir untersuchten Drüsenhaare. Hierzu kommt, daß, wie ich beobachten konnte, ohne auf diesen Punkt eingehende Untersuchungen auszudehnen, das Protoplasma der Scheidenzellen während der Plasmolyse sich genau so verhält wie das der Mittelzelle der Drüsenhaare: Ein Ablösen des Plasmas von den Radialwänden war nicht herbeizuführen. Wir können mit viel Wahrscheinlichkeit annehmen, daß hier entwicklungsgeschichtliche Beziehungen bestehen. Die Scheide mit den verholzten Radialwänden dürfte nichts anderes darstellen als viele aneinander gereihte Fußzellen, die zugleich Mittelzellen sind, und das Füllgewebe die Summe der Köpfchenzellen. Für diese Annahme spricht auch, daß gewisse Beziehungen im Auftreten beider Gebilde zu herrschen scheinen. Die Drüsenhaare kommen, wie schon früher erwähnt, besonders auf jungen Blättern vor. Später wird der größte Teil abgestoßen; erst jetzt treten die extranuptialen Nektarien auf. Auf den Blütenblättern finden sich keine Nektarien. Die Drüsenhaare bleiben hier erhalten.

Es hat den Anschein, als ob die einzelnen Trichome in ihrer Funktion von den Nektarien abgelöst werden; daß die Nektarien wässerige Lösungen ausscheiden, konnte mit bloßem Auge gesehen werden. Offenbar handelt es sich um zuckerhaltige Sekretionen, denn Ameisen werden durch sie in großer Menge angelockt.

b) Andere Familien.

1. Entwicklungsgeschichtliche und funktionelle Beziehungen zwischen Drüsenhaaren und extranuptialen Nektarien lassen sich für ähnliche Fälle bei anderen Familien annehmen. So kommen z. B. auf der Blattoberseite von *Gossypium brasiliense* einzeln stehende Drüsenhaare vor, die aus einem Köpfchen und einer einzigen Stielzelle mit stark verkorkten Radialmembranen, also einer Mittelzelle, bestehen. Ein Unterschied gegenüber den Drüsenhaaren der Cucurbitaceen ist der, daß von mir Verholzung (vgl. auch Schwendt, S. 254 ff.) nie gefunden werden konnte. Doch dürfte dies von untergeordneter Bedeutung sein, da ja auch bei den Cucurbitaceen in späteren Entwicklungsstadien eine Verkorkung eintritt. Auf derselben Pflanze auf der Unterseite der Blattmittelrippe, nicht weit von der Basis der Blattspreite entfernt, sind extranuptiale Nektarien zu finden. Auf dem Grunde einer grubigen Vertiefung sitzen zahlreiche Drüsenhaare, die aus einer einzigen Stielzelle mit verkorkten Radialwänden bestehen. Sie stehen dicht gedrängt, die Fußzellen sind aber noch vollständig voneinander getrennt. Diese Drüsenhaare der Nektarien gleichen in ihrem Bau vollständig den Einzeltrichomen.

Schon Schwendt (32) gibt in seiner Arbeit über extranuptiale Nektarien dieses Beispiel, ferner eine Reihe gleicher oder ähnlicher Fälle. Folgende Stichproben habe ich nachgeprüft:

Muehlenbeckia sagittifolia (S. 249 ff.): „Letztere (die Basalzellen der Trichome der Nektarien) sind etwas verdickt und werden mit Chlorzinkjod gelbbraun, sind also verkorkt; zeitweise bemerkt man auch an den Tangentialwänden eine schwache Verkorkung.“ „An der Ober- und Unterseite der Lamina, der Blattmittelrippe usw. finden sich häufig einzelstehende Drüsenhaare von im wesentlichen gleichem Bau wie die Trichome des Nektariums: Fußteil, Stielzellen mit verkorkten und verdickten Radialwänden und prismatischen Köpfchenzellen. Diese Trichome sind bereits vollständig ausgebildet, wenn das Nektarium erst angelegt wird“ (S. 252).

Polygonum baldschuanicum (S. 252 u. 253): „Das Nektarium wird auch in diesem Falle nur durch eine Gruppe — etwa 25 — dicht

nebeneinander stehender Trichome gebildet, ist also nichts weiter als eine lokale Anhäufung von Drüsenhaaren, die dadurch zustande kommt, daß sich an dieser Stelle jede Epidermiszelle zu einem Trichom ausbildet. Ihre verdickten Radialwände werden mit Chlorzinkjod gelbbraun und bleiben auf mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten farblos“ (Verkorkung).

Polygonum multiflorum (S. 253): „Bei *Polygonum multiflorum* wird die sezernierende Fläche von 15—20 Trichomen gebildet, die in ihrem Bau den von *Muehlenbeckia* ähneln, nur durch größere Zwischenräume getrennt werden.“

Ähnliche Verhältnisse gibt Schwendt für *Polygonum dumetorum*, *Polygonum multiflorum* und *Polygonum Convolvulus* an.

Ligustrum Regelianum (S. 259): „Die Epidermis der Blattunterseite ist, soweit sich die flache Einsenkung erstreckt, in mehr oder minder zahlreiche — die Anzahl variiert beträchtlich (ich zählte 15—20 Trichome) —, meist ungemein dicht nebeneinander stehende Drüsenhaare umgestaltet, an denen man, wie in allen übrigen untersuchten Fällen mit dergleichen Gebilden, Fuß, Stiel und Köpfchen, unterscheiden kann.“

(S. 261): „Auf beiden Seiten der ausgebildeten Lamina stehen vereinzelt — angelegt werden bedeutend mehr solche Trichome, jedoch zum größten Teil abgestoßen, sobald das junge Blatt zu assimilieren anfängt — in kleine Grübchen eingesenkte Drüsenhaare, die dieselbe Struktur haben wie die einzelnen Trichome des Nektariums, und zwar bis auf alle Einzelheiten ihnen täuschend ähneln, indem z. B. ihre Stielzelle gleichfalls die charakteristische Wandverdickung besitzt und mit Hämatoxylin farblos bleibt. Ihr Köpfchen ist meist etwas kleiner und besteht aus etwa 8 Zellen, ihre Entwicklung, die zum Teil schon abgeschlossen ist, wenn das Nektarium sich anzulegen beginnt, stimmt mit der der Nektar absondernden Drüsenhaare überein, auch in der Hinsicht, daß in beiden Fällen die Trichome in jüngeren Stadien über die Epidermis hervorragten.“

Dieselben Verhältnisse will Schwendt gefunden haben für: *Ligustrum vulgare* Linn., *Syringa chinensis* Willd., *Syringa persica* Linn.

Haberlandt (vgl. 13c, S. 100 ff.) gibt an, daß bei *Vicia sepium* „die Keulenhaare der extranuptialen Nektarien genau denselben Bau besitzen, wie die als Wasserdrüsen fungierenden Keulenhaare auf den Oberseiten der jungen Fiederblättchen“. Daraus folgert er (13 d, S. 449), daß in „phylogenetischer Hinsicht die meisten Nektarien, gleich den Digestionsdrüsen der Insektivoren, von Hydathoden abzuleiten sein dürften,

und zwar sowohl von Epithem- wie Trichomhydathoden“. Diese Trichomhydathoden besitzen alle eine Verkorkung der Radialmembran des Stieles, „eine bei Trichomhydathoden so häufig zu beobachtende Erscheinung“ (vgl. 13c, S. 97).

Ferner hat Reinke (S. 122) festgestellt, daß die Nektarien des Blattstieles und die Blattzahndrüsen bei Prunusarten morphologisch gleichartige Gebilde sind: „Beide Bildungen, also, sowohl die Zähne der Spreite als auch die Drüsen des Stieles sind Sekretionsorgane. Diese beiden Arten von Organen scheiden jedoch nicht nur ein ganz verschiedenes Sekret aus, sondern auch zur verschiedenen Zeit, indem die Sekretion der Blattzähne an dem noch nicht entfalteten Blatt stattfindet, die Honigabsonderung der Drüsen des Petiolus dagegen erst am entwickelten Blatt auftritt, ja, die Drüsen selbst entstehen auch viel später als die Blattzähne. Dennoch sind beiderlei Organe morphologisch gleichwertig.“ Meine Nachprüfungen zeigten, daß auch hier unter den sezernierenden Schichten Zellen mit partiell verkorkten Membranen liegen.

2. Als Drüsenhaare mit Mittelzelle homologe Organe müssen wir auch die Tentakeln und die Digestionsdrüsen der Insektivoren anführen. Sie stellen modifizierte Drüsenhaare und extranuptiale Nektarien dar. Alle besitzen sie unter den sezernierenden Zellagen eine Zelle oder eine ganze Zellschicht — die Goebelsche „Mittelschicht“ — mit verkorkten Radialmembranen.

Ob auch die extrafloralen Nektarien der Hibisceen, welche von Koernicke (S. 526ff.) näher beschrieben worden sind, eine „Mittelzelle“ besitzen, wird nicht angegeben, ist aber nach den dortigen Abbildungen wahrscheinlich. Ihr Vorkommen hat große Ähnlichkeit mit dem der auf den Laubblättern der Cucurbitaceen sitzenden, von mir besprochenen Trichome. Sie stehen auf den Blattrippen und stellen größere Flächen mit ziemlich weit voneinander entfernten Einzelhaaren dar und bestehen „entweder aus Trichomen mit Fußzelle, Stielzelle und kugel- bzw. quereiförmigen, 8—10, auch wohl mehrzelligen Köpfchen oder haben die Gestalt mehrzelliger, keulenförmig gestreckter Gebilde mit ebenfalls einer Fuß- und Stielzelle“ (S. 526ff.).

3. Weiter kommt die „Mittelzelle“ oder „Mittelschicht“ bei Organen vor, die entwicklungsgeschichtlich als Trichome aufzufassen sind, die aber eine weitgehende Umgestaltung erfahren haben, so z. B. bei den von Mez (S. 157) und Wetzell (S. 137) geschilderten Saugschuppen der Bromeliaceen. Nach Raciborski (S. 354) hat eine epiphytisch ebende Orchidee — *Eria ornata* — ähnliche Saughaare. Die Radialwände der Trichterzellen sind stark kutinisiert. Auffallend ist ferner,

daß ähnlich wie bei den Cucurbitaceen die nach außen liegenden Querwände verholzen.

Bei den von Ruhland (S. 417 ff.) untersuchten Hautdrüsen der Plumbaginaceen findet man kutinisierte Membranen, welche die sezernierenden Zellen von dem übrigen Gewebe seitlich abgrenzen.

4. Die Ligula der Selaginellen ist von dem Blattgewebe, in das sie mehr oder weniger eingesenkt ist, durch eine aus „Mittelzellen“ bestehenden Scheide abgegrenzt. Die Radialwände sind nach Gibson (46) im Alter stark kutinisiert, nach Mager zeigen sie die Reaktionen des Caspary-Streifens. Bemerken möchte ich, daß, wenn man diese Ligula auch nicht als Trichom anspricht, sie doch gewisse entwicklungsgeschichtliche Beziehungen zu diesem insofern zeigt, als sie durch Teilung embryonaler Epidermiszellen hervorgeht. Auch die Scheide ist eine epidermale Bildung — wie bei den bisherigen Fällen — und schließt sich rechts und links an die Epidermiszellen der benachbarten Partien an.

5. Endlich sind den Mittelzellen vergleichbare Gebilde in Organen zu finden, welche mit Trichomen nichts zu tun haben. Unterhalb der Wasserporen der Araceen (*Richardsonia*) findet man Verholzungen (resistent gegen Schwefelsäure) wie bei der Mittelzelle. Interessant ist, daß bei den stomatären Hydathoden anderer Pflanzen eine solche Scheide nicht ausgebildet wird, daß dann aber die Endodermis die Aufgabe dieser „Mittelzelle“ zu übernehmen scheint. So findet man z. B. nach Ziegenspeck (43), daß bei Polypodien und anderen Pteridophyten in diesem Falle die Gefäßbündel selbst bis dicht unter die Drüsen mit einer Caspary-Scheide versehen sind. Bei *Myriophyllum saxifraga* durchzieht eine Endodermis den Stamm von unten bis zur Hydathode und schließt an die Epidermis an; das Epithem mündet frei. Hier liegt die Hydathode gleichsam in einem Kreise von Endodermiszellen.

In allen diesen Fällen — die sich vermehren ließen — handelt es sich um Organe, die entweder Wasser aufnehmen oder wässrige Sekrete ausscheiden bzw. beides vermögen. Schaffen wir uns eine kurze Übersicht über die Organe, bei denen eine Mittelzelle oder Mittelzellschicht vorkommt:

I. Nektar absondernde Organe:

- a) Nektarien ohne Drüsenhaare (*Luffa marylandica*),
- b) „ mit Drüsenhaaren (*Polygonum multiflorum*),
- c) einzelstehende Trichome (Cucurbitaceen).

II. Digestionsorgane (Insektivoren):

- a) Tentakeln,
- b) Drüsen.

III. Wasser aufnehmende Organe:

- a) Saugschuppen (Bromeliaceen),
- b) Saughaare (*Eria ornata*),
- c) Ligula der Selaginellen.

IV. Wässerige Sekrete ausscheidende Organe:

- a) Hautdrüsen (Plumbaginaceen),
- b) Trichomhydathoden (*Vicia sepium*),
- c) stomatäre Hydathoden (Araceen).

V. Trichome mit unbekannter Funktion (einzelnstehende Drüsenhaare von *Gossypium brasiliense* usw.).

Auffällig muß es erscheinen, daß in vorstehender Übersicht die Nektarien der Blüten fehlen. Bei den Cucurbitaceen konnte ich nirgends der Mittelzelle vergleichbare Zellgebilde auffinden. Dies stimmt überein mit den Befunden von Böhmker (4), welcher Blüten aus zahlreichen Familien untersucht hat und, obwohl ihm die Verhältnisse bei extranuptialen Nektarien bekannt waren, nirgends eine etwaige Verholzung oder Verkorkung erwähnt hat. Diese Tatsache ist um so merkwürdiger, als die Blütennektarien zu den stark sezernierenden Drüsen mit wässriger Ausscheidung gehören. Es muß einer späteren Untersuchung vorbehalten bleiben, ob, worauf ich bisher nicht geachtet habe, außerhalb des Nektariums — etwa in ferner Nachbarschaft — Zellen zu finden sein werden, deren Funktion derjenigen der Mittelzelle gleicht.

Die meisten Autoren haben sich mit der Feststellung der Tatsache, daß eine Mittelzelle oder eine Mittelzellschicht vorkommt, begnügt und das Problem ihrer physiologischen Bedeutung nur flüchtig gestreift. Haberlandt (vgl. 13c, S. 535) nimmt an, daß die Mittelzelle „gewissermaßen den mechanischen Apparat repräsentiert, indem ihre oft stark verdickten und fast immer ausgiebig kutinisierten Seitenwände einen festen Ring bilden, der die Ein- und Austrittsöffnung für Wasser stets gleich weit erhält“. Warum dies erforderlich ist, sagt er nicht. Nach Schwendt (S. 273) „dürfte man ihr vielleicht auch eine schützende Rolle gegen die Druckspannungen, die während der Sekretion im Drüsenhaar herrschen müssen, zuschreiben“, oder „die Pflanze scheint in manchen Fällen danach zu trachten, nach beendigter Sekretion einen

möglichst guten Abschluß nach außen zu erzielen, was ja gerade bei solch labilen Gebilden, wie es die Drüsenhaare sind, leicht verständlich ist“. Wetzell (45) gibt darüber für die Saughaare der Bromeliaceen folgende Erklärung: „Zunächst wird man die Kutinisierung als Maßnahme zur Erhöhung der Festigkeit der Haare ins Auge fassen. Die teilweise Kutinisierung der Quermembranen der Aufnahmezellen stellt ein Kompromiß zwischen Wasserdurchlässigkeit und Gestaltsstabilität dieser Zellen dar.“

Man weist also dieser Zelle (Zellschicht) rein mechanische Aufgaben zu. Ihre Hauptbedeutung dürfte indes nicht hier, sondern vielmehr in derselben Richtung liegen, welche uns die Untersuchungen für die Mittelzelle bei den Drüsenhaaren der Cucurbitaceen gewiesen haben.

XI. Mittelzelle und Endodermis.

Läßt ein Vergleich zwischen der von mir genau studierten Mittelzelle bei den Haaren und Nektarien der Cucurbitaceen ein ganz sicheres Urteil über die völlige Übereinstimmung dieses Organs mit den Mittelzellen oder Mittelschicht genannten Gebilde bei Drüsenhaaren, Hydathoden, Wasserporen usw. aus dem Grunde nicht zu, weil hier die Verhältnisse durchweg nicht so eingehend und unter den Gesichtspunkten der vorliegenden Arbeit untersucht worden sind, obgleich ich an dieser völligen morphologischen und funktionellen Übereinstimmung nicht zweifle, so braucht hinsichtlich der Endodermis keine Einschränkung gemacht zu werden. Zwischen dieser und der Mittelzelle drüsiger Gebilde bei den Cucurbitaceen gibt es der Vergleichspunkte soviel, daß man versucht sein könnte, sie direkt als Endodermiszelle zu bezeichnen. Ich will im folgenden beide Gebilde in ihren charakteristischen Merkmalen einander gegenüberstellen. Die Endodermis hat eine ganz eingehende Untersuchung durch die Marburger Schule (Mager, Kröhmer, Plaut, Müller¹⁾) erfahren; ich folge in meinen Ausführungen im großen und ganzen Kröhmer (17). Bei meinen eigenen Nachprüfungen habe ich mich auf die allerwichtigsten Reaktionen beschränkt.

1) Zumeist in *Bibliotheca botanica* veröffentlicht.

1. Die Membranen.

Endodermis.

1. „Die äußerst zarten Radialwände lassen an jungen Zellen niemals eine Lamellenstruktur erkennen, sondern sind stets einheitlich gebaut, wie schon van Wisselingh beobachtet hat“ (S. 90).

2. „Die Phloroglucin-Salzsäurereaktion ist für die Casparyschen Streifen aller Endodermen charakteristisch“ (S. 90).

3. „In konz. Schwefelsäure ist der Casparysche Streifen in allen untersuchten Fällen unlöslich; er wird von der Säure, ohne eine Quellung zu erleiden, dunkel gefärbt“ (S. 92).

4a) „Bei längerem Einwirken der Chromsäure wird der Streifen bei allen von mir untersuchten Pflanzen ohne erkennbaren Rückstand gelöst“ (S. 92).

4b) „Es ist anzunehmen, daß der Casparysche Streifen im Sekundär- und Tertiärzustande der Zellen mit Stoffen imprägniert wird, welche in Chromsäure unlöslich sind“ (S. 99).

Mittelzelle.

1. Verfasser (S. 26). „Ein Unterschied einer Innen- und Außenlamelle ist hier (Mittelzelle) nicht zu erkennen.“

2. Verfasser (S. 27). „Mit Phloroglucin und Salzsäure erhielt ich eine Rotfärbung dieser Zelle, nie eine solche der übrigen Teile der Haares.“

3. Verfasser (S. 27). „Die Mittelzelle hebt sich als graues Gebilde von den übrigen Zellen ab, ihre Längswände sind dunkel, fast schwarz gefärbt, eine Quellung und Auflösung tritt nicht ein“ (Schwefelsäure).

4a) Verfasser (S. 27). „Die Membran der Mittelzelle widerstand der Einwirkung (Chromsäure) ganz energisch. Wenn ich vor der Einwirkung der Chromsäure die Präparate längere Zeit in Eau de Javelle gelegt hatte, so fand ich, daß die Wände der Mittelzelle oft aufgelöst wurden“.

4b) Verfasser (S. 30). „Bei Haaren von älteren aufgebrochenen Blüten läßt sich die seitliche Membran der Mittelzelle selbst nach vorheriger Mazeration mit Eau de Javelle durch konz. Schwefel- und Chromsäure nicht mehr vollständig auflösen. Auf diesem Stadium muß also Suberin in die Längsmembran der Mittelzelle eingelagert sein.“

5. „Sudanglyzerin färbt den Streifen sowohl in der Kälte wie in der Wärme gleichmäßig schwach rot“ (S. 92).

6. „Neben der Verholzung scheint an den Mittellamellen der Radialwände von Sekundär- und Tertiär-Endodermiszellen oft auch eine Kutinisierung einzutreten, die sich ursprünglich wahrscheinlich vom Casparyschen Streifen aus über die Lamelle ausgebreitet hat“ (S. 99).

7. Öfter verholzen bei zunehmendem Alter der Primärendodermiszellen die äußeren Tangentialwände in ihrer ganzen Breite, während die Innenwände sich nicht verändern“ (S. 96 f.).

8. „Die Fähigkeit der Endodermiszellen, sich noch relativ spät durch Teilwände zu kammern, ist bekannt.“ (S. 95). „Die Sekundärendodermiszellen können ebenso wie die Primärendodermiszellen noch relativ spät in Teilungen treten“ (S. 102).

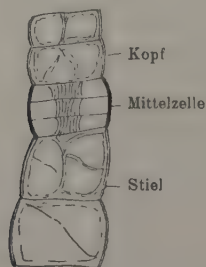


Fig. 55. *Luffa cylindrica*. 152/1

5. Verfasser (S. 28). (Sudanalkohol). „Die Längswände der Mittelzelle zeigten dagegen nur eine schwache rötlich-gelbe Tönung.“

6. Verfasser (S. 31.) „In diesem Stadium (Tertiärstadium) scheint die Korkreaktion die Holzreaktion zu überwiegen.“

7. Verfasser (S. 31.) „Auf älteren, schon im Verwelken begriffenen Blüten gibt es Trichome, bei denen die Seitenmembranen nur noch eine schwache Holzreaktion mit Phloroglucin und Salzsäure geben. Dagegen ist dann die an das Köpfchen grenzende Quermembran gerötet.“

8. Verfasser. „Da ich während meiner Untersuchungen an irgendwelche Beziehungen dieser Zelle zu den Endodermiszellen ursprünglich nicht dachte, habe ich diesem Punkt wenig Aufmerksamkeit zugewandt. Ich fand nachträglich unter meinen Protokollen beigefügte Spiegelzeichnung, die zu zeigen scheint, daß auch hierin die Mittelzelle der Cucurbitaceen der Endodermiszelle gleicht. Man sieht, wie sich in der Mittelzelle Querwände bilden. Daß wir es mit einem Teilungsstadium zu tun haben, scheint mir daraus hervorzugehen, daß am ganzen Haar nie solche schmale Zellen vorkommen. Auch deutet das einheitliche Bild der Längsmembranen darauf hin.“

2. Protoplasma und Inhaltsstoffe.

9. „Reservestoffe und Sekrete sind in den Zellen im allgemeinen selten. In ganz jungen, unmittelbar am Vegetationskegel liegenden Zellen von *Agapanthus praecox* und *Clivia nobilis* fand ich Einschlüsse von feinkörniger Stärke, die aber in wenig älteren Zellen nicht mehr vorhanden war.“

10. „Die Protoplasten der Primär-endodermiszellen sind bekanntlich dadurch charakterisiert, daß sie bei Plasmolyse an dem Casparyschen Streifen haften bleiben“ (S. 95).

9. Verfasser (S. 38). „Bei allen diesen Untersuchungen fand ich, daß sich die Mittelzelle auch hierin von den übrigen Haarzellen unterscheidet; denn in ihr tritt nie Stärke auf, auch dann nicht, wenn alle anderen Zellen damit angefüllt sind.“

10. Verfasser (S. 35). „Bei Plasmolyse hebt sich das Protoplasma wie eine kleine Welle von unten oder auch von oben ab, ohne sich, wie es bei den anderen Zellen geschieht, von den seitlichen Wänden zu lösen.“

Das eigenartige Verhalten des Protoplasmas in den Endodermiszellen ist von neueren Autoren nicht genug gewürdigt worden, deshalb will ich auf diesen Punkt noch einmal besonders hinweisen:

Zum erstenmal wird darauf in aller Kürze, ohne sich über die Erscheinung irgendwie klar geworden zu sein, von dem Entdecker des Casparyschen Streifens selbst aufmerksam gemacht. Caspary (S. 442) beobachtete, daß sich das Protoplasma „in manchen Zellen“ der „Kernscheide“ zu einem schmalen Bande zusammenzieht, das zwischen den Casparyschen Streifen ausgespannt ist. Später hat Pfitzer (S. 309) eine nähere Beschreibung und Erklärung zu geben versucht. Erst De Vries (S. 190 ff.) legt dem Verhalten des Protoplasmas bei Plasmolyse eine besondere Bedeutung bei. Da seine Ausführungen ursprünglich an versteckter Stelle und auch in den gesammelten Werken in holländischer Sprache geschrieben sind, sei es mir gestattet, die Zusammenfassung bei De Vries (S. 190) in freier Übersetzung wiederzugeben:

„Um durch lebendes Protoplasma, das unter dem Drucke des Turgors steht, Wasser durchzupressen, ist ein viel größerer Druck nötig als der, welcher das Wasser in die Gefäße der Wurzeln bringt. Es liegt aber auch die Möglichkeit vor, daß das Wasser zwischen der Zellwand und dem Protoplasma durchgepreßt wird. Dies würde auch nicht durch die Kraft, mit der das Protoplasma an die Zellwand ge-

drückt wird, verhindert werden können, wenn nicht noch eine ganz besondere Einrichtung hinzukäme. Diese Einrichtung ist folgende:

Das Protoplasma der Zellen der ‚Kernscheide‘ ist mit den Wänden des Casparyschen Streifens äußerst fest verbunden. Ich leite dies von dem Umstande ab, daß, wenn man es durch allerlei Mittel zwingt, sich zusammenzuziehen, es doch stets an den Korkwänden haften bleibt.“ „Zusammenfassend kommen wir zu folgendem Ergebnis:

1. In den Saugwurzeln bildet die „Kernscheide“ die Druckgrenze.
2. Ihr Filterwiderstand wird zum Teil durch die lebenden Protoplasten, zum Teil durch die Korkstreifen in den Radialwänden, zum Teil durch die feste Verbindung der Protoplasten mit den verkorkten Wänden bewirkt.“

Die Frage, worauf das zähe Festhalten des Protoplasmas an den Radialwänden beruht, ist nicht gelöst, auch kaum erörtert worden. Die Annahme Pfitzers (S. 309), daß durch die Wellung des Casparyschen Streifens die Adhäsion zwischen Protoplasma und der Radialwand derart verstärkt werde, daß selbst die stärksten plasmolytischen Mittel, das Protoplasma nicht loszulösen vermögen, ist nicht plausibel. Es ist eher daran zu denken, daß die Mizellarporen der Radialmembranen vom Protoplasma durchdrungen sind. So dürften die Verhältnisse auch bei der Mittelzelle der Drüsenhaare und extranuptialen Nektarien der Cucurbitaceen zu vermuten sein.

Bei keiner Zellgruppe habe ich aus eigener Anschauung oder in der Literatur ein ähnliches Verhalten des Protoplasmas auffinden können. Die Beziehung zwischen Mittel- und Endodermiszelle dürfte so noch deutlicher hervortreten.

3. Physiologisches Verhalten.

Hinsichtlich des physiologischen Verhaltens kann der Vergleich zwischen Mittelzelle und Endodermis nicht in allen Fällen durchgeführt werden, weil hier wie dort zuweilen die tatsächlichen Unterlagen fehlen. Dennoch ergeben sich auffällige Ähnlichkeiten, auf die kurz hingewiesen werden soll.

De Vries (S. 192 und 193) sieht die Endodermis der Wurzeln als einen Filterwiderstand an, durch den verhindert wird, daß gewisse Stoffe aus der Rinde in die Gefäßbündel dringen oder andererseits aus den Gefäßbündeln in die Rinde eintreten können. Er schließt dies aus folgenden Versuchen: Lösungen (Jod), welche das Plasma der Endodermis töten, diffundieren ungehindert in die Gefäßbündel hinein.

Dagegen werden weniger schädliche Stoffe (Eosin), solange das Protoplasma lebendig ist, nicht durchgelassen. Sobald das Protoplasma der Endodermiszellen abgestorben ist, bieten sie auch diesen Stoffen keinen Widerstand mehr.

De Vries mißt also dem Protoplasma der Endodermiszellen eine besondere Funktion bei. Untersuchungen in dieser Richtung sind meines Wissens nicht wieder aufgenommen worden. Es wäre eine lohnende Aufgabe, sie im Verein mit vertiefenden Studien über die Permeabilität des Mittelzellenplasmas, für das wir aus verschiedenen Gründen ebenfalls einen Filterwiderstand erschlossen haben, durchzuführen.

Lavison (19) und Collin (7) haben dem Protoplasma der Endodermis keine Beachtung geschenkt. Vielmehr kommen sie auf Grund experimenteller Untersuchungen zu der Vorstellung, daß die Endodermis zwar ebenfalls eine auslesende Wirkung gegenüber gelösten, giftigen Stoffen habe und deren Eindringen in den Zentralzylinder verhindere, daß aber die besonderen Membranverhältnisse der Endodermis das Zurückhalten bedingen. Sie konnten tatsächlich ein Wandern von Salz- und Farbstofflösungen in den Zellmembranen der Rinde beobachten und feststellen, daß gewisse Stoffe von dem Casparyschen Streifen oder — im Sekundärstadium — der verkorkten Membranen der Endodermis halt machten.

Ziegenspeck (43) hat neuerdings diese Befunde modifiziert und erweitert. Er zeigte, daß die Casparyschen Streifen lediglich das Eindringen grober Hydrosale verhindern, feinere dagegen wandern in der Membran weiter. Diese letzten aber seien zugleich solche, die durch das Protoplasma ungehindert zu permeieren vermögen. Von einem unterschiedlichen Verhalten von Endodermisplasma gegenüber dem Protoplasma der übrigen Zellen ist bei ihm nicht die Rede.

Ohne das Protoplasma heranzuziehen, wird man der funktionellen Bedeutung der Endodermiszellen nicht näher kommen. Es ist nicht einzusehen, warum die in den Membranen wandernden Stoffe innerhalb der Rinde das Plasma nicht schädlich beeinflussen, wogegen sie innerhalb des Zentralzylinders der Wurzeln bzw. der anschließenden oberirdischen Gewebe schädigend wirken sollen; denn wie anders möchte man sonst die Befunde von Lavison und Ziegenspeck ausdeuten. Eine andere Vorstellung ergebe sich, wenn wirklich die Annahme eines andersgearteten Protoplasten in der Endodermiszelle — wozu durch die Notizen von De Vries tatsächlich Anhaltspunkte vorhanden sind, und wozu man überdies aus Analogie zu den Verhältnissen der Mittel-

zelle drüsiger Gebilde geführt wird — sich bewahrheiten sollte. Gewisse Stoffe können sowohl durch die Protoplasten wie die Membranen der Rindenzellen fortwandern, würden möglicherweise in den Membranen gespeichert, so daß sie hier im Experiment auffällig erscheinen. Durch die Protoplasten der Endodermis oder der Durchlaßzellen der Endodermis (falls diese im Sekundärstadium vorliegt) vermögen diese Stoffe nicht hindurchzutreten, so daß sämtliche Gewebe des Zentralzylinders und damit die in die oberirdischen Organe leitenden Gefäßbahnen von ihnen verschont bleiben. Sind derartige Stoffe schädigender Natur, so wird selbstverständlich das Plasma der Rindenzellen, je nach dem Grade der Giftigkeit, mehr oder weniger geschädigt werden, ja, unter Umstände absterben. Das Plasma der Endodermis wird hiervon nicht getroffen, weil es gar nicht imstande ist, jene Stoffe aufzunehmen. So käme der Wurzelrinde einer erwachsenen Wurzel eine untergeordnete Rolle im Lebensbetriebe der Pflanze zu, insofern als vielfach dieses Gewebe vorzeitig dem Tode geweiht würde. Nun ist es ein geläufiges Bild, daß an älteren Wurzeln die Gewebe mechanisch zerklüftet und zerrissen oder die Zellen abgestorben sind. Es soll hier nicht weiter untersucht werden, inwiefern dieses Bild für verschiedene Wurzeln zutrifft.

Noch eines weiteren Vergleichspunktes zwischen Mittelzelle und Endodermis ist hier zu gedenken. Lassen sich die Erörterungen über die Saugkraft der Mittelzelle auf die Endodermiszelle übertragen? Wir müssen dies verneinen. Bei der Mittelzelle ermittelten wir die Größe der Saugkraft mit 0 Atmosphären, bei der Endodermis haben Ursprung (38, S. 72) und Bluhm beachtliche Werte (z. B. 1,3 bis 2,1 Atmosphären bei *Phaseolus*, 1,1—3,3 Atmosphären bei *Vicia*) gefunden. Vergleichbar ist der Umstand, daß die Saugkraft der Endodermiszelle das kontinuierliche Ansteigen des Saugkraftpotentials innerhalb der Wurzel von der Rinde her unvermittelt mit einem starken Sprung unterbricht. Während z. B. die Saugkraft von der Epidermis nach der Endodermis zu von 0,9 nach 4,2 Atmosphären wächst, saugt die Endodermiszelle selber nur mit 1,3 Atmosphären. Hier eine Parallele zu den Verhältnissen, welche die Mittelzelle innerhalb des Zellverbandes eines Drüsenhaares bietet, zu sehen, wird man nicht umhin können. Denn wenn schon in vorliegender Arbeit das Gefälle der Saugkraft ziffernmäßig nicht hat erfaßt werden können, so ist doch sicher, daß auch im Drüsenhaar das Potential der Saugkraft sprunghaft durch die Mittelzelle unterbrochen wird, z. B. von Zahlen wie 9,002, 7,838 usw. in den Stielzellen nach 0 Atmosphären in der Mittelzelle.

XII. Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. In vorliegender Arbeit werden vorzugsweise gewisse Drüsenhaare und die extranuptialen Nektarien mehrerer Cucurbitaceen auf Vorkommen, Bau und Funktion der Mittelzelle untersucht.
2. Extranuptiale Nektarien sind bei den Cucurbitaceen entwicklungsgeschichtlich aus Drüsenhaaren mit Mittelzelle hervorgeleitet. In anderen Familien konnten hierzu Parallelen aufgezeigt werden.
3. Es konnte nachgewiesen werden, daß die mit Mittelzelle begabten Drüsenhaare wässrige Sekrete aussondern und wässrige Flüssigkeiten aufnehmen.
4. Die Längsmembranen des Haares sind für Rohrzucker- und Kaliumnitrat- sowie Farblösungen viel weniger durchlässig als die Quermembranen. Ob sie völlig undurchlässig sind, wurde nicht ermittelt.
5. Die Mittelzelle kennzeichnet sich durch besondere Membranverhältnisse:

Während die beiden Quermembranen aus Zellulose bestehen und höchstens die obere Quermembran in späteren Stadien durch eine normale Verholzung verändert wird, ist die Längsmembran durch Holzstoff besonderer Art (resistent gegen konz. Schwefelsäure) verholzt, später außerdem verkorkt. Die Längsmembranen der übrigen Haarzellen zeigen deutliche Kutikula, diese fehlt der Längsmembran der Mittelzelle.

6. Das Protoplasma der Mittelzelle ist untrennbar mit der Längsmembran verbunden, so daß in dieser Zelle nur unvollkommene Plasmolyse möglich ist.
7. Die Mittelzelle führt nie Stärke (welche andererseits in den Zellen des Stiels und des Drüsenkopfes häufig ist). Auch konnten in ihr keine Chromatophoren gefunden werden.
8. Aus dem chemischen Aufbau der Wandung der Mittelzelle ergibt sich ihre Starrheit. Während die übrigen Zellen des Haares eine Turgordehnung von z. B. 42,86%, 16,66% (siehe S. 54 u. 55) in der Länge zeigen, ist diese für die Mittelzelle gleich Null.
9. Die Saugkraft der Mittelzelle beträgt 0 Atmosphären, während die Saugkräfte der übrigen Haarzellen nur ausnahmsweise diesen Wert besitzen. Die Mittelzelle ist als eine hinsichtlich

der Saugung passive Zelle im Saugkraftgefälle des Haares eingeschaltet.

10. Die infolge osmotischen Wasserentzuges innerhalb des Haares kontinuierlich fortschreitende Plasmolyse erleidet durch die Mittelzelle einen auffälligen Verzug.

Gewisse dargebotene Farblösungen (z. B. Methylenblau) wandern im Haar, gleichviel ob sie von oben oder unten eintreten, nicht über die Mittelzelle hinaus.

11. Die Mittelzelle der Drüsenhaare bei den Cucurbitaceen wird als ein lebendiger Schutzfilter angesehen, der dem wasser-aufnahmefähigen Drüsenhaar eingefügt ist. Andererseits spielt möglicherweise dieser Filter, dessen Wirkung durch die Impermeabilität der Mittelzellängswandung unterstützt wird, eine Rolle bei der Auslese von Stoffen, die im Sekret erscheinen. Diese Vorstellung läßt sich zwanglos auf alle Organe übertragen, wo Mittelzellen vorkommen. (Hydathoden, Wasserporen, Saugschuppen, Digestionsdrüsen, extranuptiale Nektarien.)
12. Die Mittelzelle gleicht morphologisch der Endodermiszelle einer Wurzel. In physiologischer Beziehung konnte auf mehrere Vergleichspunkte hingewiesen werden.

Literatur.

- 1) De Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. 1877.
- 2) Bäseke, P., Physiologische Scheiden der Achsen und Wedel der Filicinen. Bot. Ztg. 1871, Bd. XXIX.
- 3) Benecke, W. und Jost, L., Pflanzenphysiologie. Bd. I. Jena 1924.
- 4) Böhmker, H., Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. Beiheft z. bot. Zentralbl. 1917, Bd. XXXIII.
- 5) Bonnier, G., Les nectaires, étude critique anatomique et physiologique. Annales des sciences naturelles. Botanique Série 6, Tome VIII. Paris 1879.
- 6) Caspary, R., Die Hydrilleen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. I.
- 7) Colin et de Ruz de Lavison, Absorption comparée des sels de Ba, de Sr et de Ca par la plante vivante. Rev. gén. de Bot., Tome XXII. Paris 1910.
- 8) Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. Bd. I u. II. Jena 1920.
- 9) Fenner, C. A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. Flora 1904, Bd. XCIII.
- 10) Fischer, A., Untersuchungen über Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot. 1895. Bd. XXVII.
- 11) Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. Teil I. 1879.
- 12) Haupt, H., Zur Sekretionsmechanik der extrafloralen Nektarien. Flora 1902, Bd. XCIII.

- 13a) Haberlandt, G., Zur Kenntnis der Hydathoden. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. XXX.
- 13b) Ders., Über Bau und Funktion der Hydathoden. Ber. d. Deutschen Botan. Ges. 1894, Bd. XXII.
- 13c) Ders., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. I. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, Bd. CIII. Wien 1894.
- 13d) Ders., Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl. Leipzig 1918.
- 14) Höhnelt, F. v., Bemerkungen über die Kutikula. Österr. bot. Zeitschr. 1878, Bd. XXVIII.
- 15) Jakob, F., Studien über Protoplasmaströmung. Diss. Jena 1913.
- 16) Koernicke, M., Über die extrafloralen Nektarien auf den Laubblättern einiger Hibisceen. Flora, N. F. 1918, Bd. XI u. XII.
- 17) Krömer, M., Wurzelhaut, Hydodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibliotheca botanica, Heft 59.
- 18) Küster, E., Über Vitalfärbung der Pflanzenzellen II, III, IV. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie u. f. mikrosk. Technik 1921, Bd. XXXVIII.
- 19) Lavisson, R., Du mode de pénétration de quelques sels dans la plante vivante. Rôle de l'endoderme. Rev. générale de Bot., Tome XXII. Paris 1910.
- 20) Lepeschkin, Über aktive und passive Wasserdrüsen und Wasserspalten. Ber. d. Deutschen Botan. Ges. 1921, Bd. XXXIV.
- 21) Mez, C., Physiologische Bromeliaceen-Studien. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XL.
- 22a) Molisch, Mikrochemie der Pflanze. 2. Aufl. Jena 1921.
- 22b) Ders., Grundriß einer Histochemie der pflanzlichen Genußmittel. Jena 1894.
- 23) Meyer, A., Mikrochemische Reaktion zum Nachweis reduzierender Zuckerarten. Ber. d. Deutschen Botan. Ges. 1885, Bd. III.
- 24) Pfitzer, E., Über die Schutzscheiden der deutschen Equisetaceen. Pringsh. Jahrb., Bd. VI. Leipzig 1867/68.
- 25) Raciborski, M., Biologische Mitteilungen aus Java. Flora 1898, Bd. LXXXV.
- 26) Rathay, Em., Über extraflorale Nektarien. Verhandl. d. zool. bot. Ges., Bd. XXXIX. Wien 1889.
- 27) Reinke, J., Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1876, Bd. X.
- 28) Ruhland, W., Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915, Bd. LV.
- 29) Ruhland, W. u. Hoffmann, K., Beiträge zur Ultrafiltertheorie des Plasmas. Abdr. a. d. Ber. d. math.-phys. Klasse d. sächs. Ak. d. Wiss. zu Leipzig. Bd. LXXXVI.
- 30) Schmid, G., Das Reizverhalten künstlicher Teilstücke, die Kontraktilität und das osmotische Verhalten der Oscillatoria Jenensis. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1923, Bd. LXII.
- 31) Schniewind-Thies, Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena 1897.
- 32) Schwendt, E., Zur Kenntnis der extrafloralen Nektarien. Beih. z. bot. Zentralbl. 1907, Bd. XXII.

33) Schwendener, S., Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandlungen der K. Akad. d. Wiss. Berlin 1882.

34) Senft, Über den mikrochemischen Zuckernachweis durch essigsäures Phenylhydracin. Sitzungsber. d. Wiener Akad., Bd. LXIII, Abt. I. Februar 1904.

35) Spanier, O., Untersuchungen über die Wasserapparate der Gefäßpflanzen. Bot. Ztg. 1898, 56. Jahrg.

36) Tison, A., Méthode nouvelle de coloration des tissus subéreux. Compt. rend. 1899.

37) Tunmann, O., Pflanzenmikrochemie. Berlin 1913.

38a) Ursprung u. Bluhm, Zur Methode der Saugkraft. Ber. d. Deutschen Botan. Ges. 1916, 34. Jahrg.

38b) Dies., Zur Kenntnis der Saugkraft. II. Ber. d. Deutschen Botan. Ges. 1919, 36. Jahrg.

38c) Dies., Zur Kenntnis der Saugkraft. IV. Ber. d. Deutschen Botan. Ges. 1921.

39) Vries, H. de, Studien over zuigwortels (Maandblad voor Naturwetenschappen 1886, N. 4, Bl. 53. Abgedruckt in Opera e Periodicis Collata. Vol. IV, S. 183—201.

40) Walter, H., Protoplasma und Membranquellung bei Plasmolyse (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1923, Bd. LXII.

41) Wisselingh, C. van, Sur la cuticularisation et la cutine. Extraits des Archives Néederlandaises 1894, Tome XXVIII.

42) Yasuda, On the comparative Anatomy of the Cucurbitaceae wild and cultivated in Japan. Journ. Coll. Science Imp. Univ. Tokyo 1903, Vol. XVIII.

43) Ziegenspeck, Über die Rolle des Casparyschen Streifens und analoger Bildungen. Ber. d. Deutschen Botan. Ges. 1921, Bd. XXXIX.

44) Zimmermann, F., Die Cucurbitaceen, Beiträge zur Anatomie, Physiologie, Morphologie, Biologie, Pathologie und Systematik. Jena 1922.

45) Wetzell, K., Beiträge zur Anatomie der Saughaare von Bromeliaceen. Flora 1924, N. F., Bd. XVII.

46) Gibson, R. J. Harvey, Contributions towards a Knowledge of the Anatomy of the genus Selaginella. Annals of Botany 1896, Vol. X.

Geometrische Symmetriebetrachtung.

Von Dr. Albert Frey.

Mit 10 Abbildungen im Text.

1. Der Symmetriebegriff.

In der Pflanzenmorphologie pflegt man unter Symmetrie die Gleichheit zweier Seiten in bezug auf eine Spiegelebene (Symmetrieebene) zu verstehen. In extremer Weise versuchte die formale Blütenmorphologie die Symmetrie der Blüten auf die Teilbarkeit durch Spiegelebenen zurückzuführen. Nun zeigt aber die Betrachtung der wirklichen Verhältnisse, daß viele Blüten, die uns durch ihre große Regelmäßigkeit auffallen, wie z. B. die Vinca-Blüte, durch keine einzige Symmetrieebene teilbar sind; trotzdem erscheinen sie uns symmetrisch (Fig. 1).

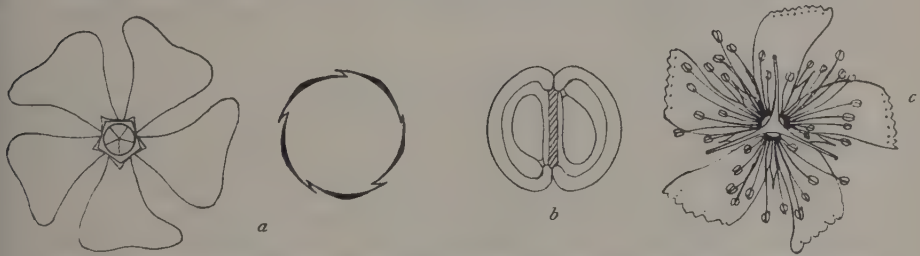


Fig. 1. Symmetrische Blüten- und Blütenteile, die sich durch keine Spiegelebene teilen lassen.

a Corolla von *Vinca minor* (mit Diagramm). b Querschnitt durch eine junge *Cardamine*-Schote (schematisiert). c Blüte von *Hypericum perforatum*.

Goebel, der zuerst auf diese Unzulänglichkeit der älteren Symmetriebetrachtung aufmerksam machte, verwarf daher die rein formale Behandlung der Symmetrieprobleme und erklärte sie für seine Zwecke unbrauchbar. Trotzdem soll versucht werden, die Regelmäßigkeiten, denen wir in der Morphologie begegnen, geometrisch zu fassen, um so mehr als sämtliche Einwände, die Goebel gegen die „Teilerei“ erhebt, sich auch auf Grund der geometrischen Symmetriebetrachtung ergeben.

Wenn wir uns an Hand unseres Beispiels der *Vinca*-Corolla fragen, woher die Regelmäßigkeit in ihrem Baue rührt, so kommen wir zum Schlusse, daß sie in der rhythmischen Wiederholung des selben Blütenteiles, der fünf fast genau gleichen Blütenblätter, beruht.

Symmetrisch erscheint uns also nicht nur die spiegelbildliche Wiederholung gleicher Teile, sondern jede regelmäßige Wiederholung

überhaupt. Wir wollen Teile, die sich in jeder Beziehung entsprechen, z. B. gleichgebaute Laubblätter, Blütenblätter usw. als gleichwertige Elemente bezeichnen.

Die Symmetrie ist dann als die regelmäßige gegenseitige Lage rhythmisch wiederholter gleichwertiger Elemente zu definieren.

2. Die Deckoperationen.

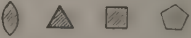
Wenn sich gleichwertige Elemente rhythmisch wiederholen, können sie durch geeignete Operationen (z. B. Verschiebung, Spiegelung usw.) miteinander zu Deckung gebracht werden. So gelangt man bei der Vinca-Corolla durch Drehung von 72° um die Blütenachse in eine Stellung, die sich mit der Ausgangsstellung völlig deckt.

Es gibt verschiedene Möglichkeiten, wie gesetzmäßig angeordnete Teile miteinander zur Deckung gebracht werden können; man nennt sie Deckoperationen:

- a) Parallelverschiebung.
- b) Drehung.
- c) Spiegelung.

Bei der Parallelverschiebung wiederholen sich gleichwertige Elemente in einem bestimmten Abstand immer wieder (z. B. einseitig beblätterter Sproß).

Die Drehung ist an eine Achse, Symmetrieachse genannt, gebunden. Je nach dem Winkel, um den gedreht werden muß, bis die Deckstellung wieder eintritt, nennt man die Symmetrieachsen 2-, 3-, 4-

oder 5zählig und bezeichnet sie folgendermaßen: 

(Fachausdrücke und Zeichen entstammen der allgemeinen Symmetriellehre).

So liegt der Symmetrie der Vinca-Corolla eine 5zählige Drehachse zugrunde, während die scheinbare Asymmetrie des Schotenquerschnittes von Cardamine (Fig. 1b) und der Blattanordnung von Rochea falcata Fig. 3) von einer 2zähligen Drehachse beherrscht wird, in dem je nach 180° Drehung wieder die Ausgangsstellung erreicht wird. Wir sehen sogleich, daß die Drehsymmetrie in der Morphologie eine wichtige Rolle spielt, und daß Goebel mit Recht das Auftreten idealer Symmetrieebenen als relativ seltene Spezialfälle bezeichnet.

Durch Kombination von Parallelverschiebung, Drehung und Spiegelung gelangen wir zu drei neuen Deckoperationen:

- d) Gleitspiegelung (Parallelverschiebung + Spiegelung).
- e) Schraubung (Parallelverschiebung + Drehung).
- f) Drehspiegelung (Spiegelung + Drehung).

Gleitspiegelung ist vorhanden, wenn ein gleichwertiges Element spiegelbildlich zur Stelle, wo es bei bloßer Parallelverschiebung zu stehen käme, auftritt. Erst durch eine kleine Parallelverschiebung der Seiten links und rechts der Gleitspiegelebene (die punktiert angedeutet wird), würden die einzelnen Elemente in echte Spiegelstellung zueinander gebracht. Die Gleitspiegelung tritt in der Pflanzenmorphologie ziemlich häufig auf: immer dann, wenn eine gegenständige Ausbildung

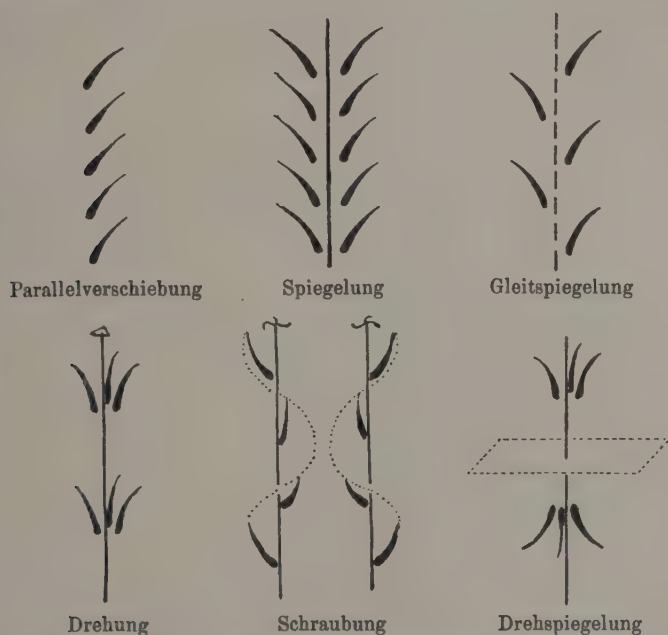


Fig. 2. Die 6 Deckoperationen. — Parallelverschiebung, Spiegelung und Gleitspiegelung treten bei dorsiventraler, Drehung, Schraubung und (Drehspeiegelung), kombiniert mit den erstgenannten, bei radiärer Symmetrie auf.

gleichwertiger Elemente aus Gründen der Ernährung oder Raumverteilung vereitelt wird (Fig. 4 u. 5).

Schraubung. Tritt zur Drehung eine Parallelverschiebung in der Richtung der Symmetrieachse, entsteht eine spiralige Anordnung der gleichwertigen Elemente; sie tritt uns bei der Blattstellung äußerst häufig entgegen. Während bei der Drehung der Drehsinn gleichgültig ist, ist bei der Schraubung ein linker und ein rechter Windungssinn zu unterscheiden (s. Fig. 2).

Die Drehspeiegelung kommt für die Biologie kaum in Betracht, da sie eine Spiegelebene senkrecht zur Symmetrieachse voraussetzt,

was mit der polaren Ausbildung der Symmetrieachsen der lebenden Wesen nicht vereinbar ist; doch gibt es vereinzelte Fälle, wo die Polarität der einzelnen Organismen so stark zurücktritt, daß nicht mehr unterschieden werden kann, was unten und was oben ist; damit wird diese Art der Symmetrie möglich, z. B. bei einigen Arten der Desmidiaceengattung *Staurastrum*, wo die beiden spiegelbildlich zueinanderstehenden Zellhälften bis zur Alternanz gegeneinander verdreht sind (Fig. 6). Die Drehspiegelung ist an Drehspiegelachsen gebunden, die beim erwähnten Beispiel 8zählig ist. Nach je 45° Drehung und



Fig. 3.



Fig. 6.

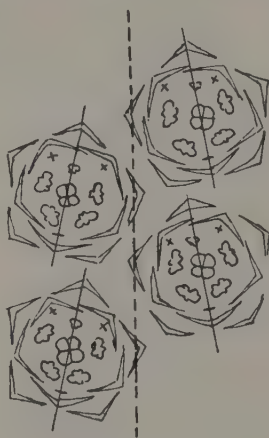


Fig. 4.

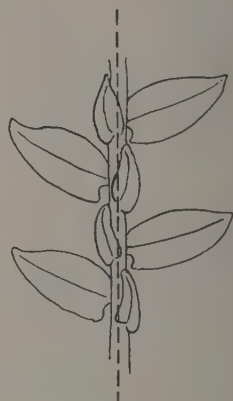


Fig. 5.

Fig. 3. Beispiel für 2zählige Drehung: Schema der Sproßsymmetrie von *Rochea falcata* (nach Goebel).

Fig. 4. Beispiel für Gleitspiegelung: Schema eines Infloreszenzquerschnittes von *Echium creticum* (nach Goebel).

Fig. 5. Beispiel für Gleitspiegelung: Sproßstück von *Selaginella Galeotti* (nach Goebel).

Fig. 6. Beispiel für Drehspiegelung: *Staurastrum paradoxum* (nach Haeckel).

gleichzeitiger Spiegelung durch die Drehspiegelebene senkrecht zur Drehspiegelachse tritt Deckstellung ein.

Es ist die Aufgabe der geometrischen Symmetriebetrachtung zu untersuchen, ob die symmetrische Ausbildung irgendwelcher Organe auf Parallelverschiebung, Spiegelung, Drehung, Gleitspiegelung, Schraubung oder Drehspiegelung beruht, oder ob diese Symmetriearten miteinander kombiniert auftreten.

Nach diesen mehr theoretischen Ausführungen, die hauptsächlich darlegen sollten, daß Symmetrie nicht mit Spiegelung identisch ist, sondern daß die Spiegelung nur eine von mehreren Symmetriemöglich-

keiten vorstellt, soll gezeigt werden, wie uns Kombinationen verschiedener Deckoperationen in der Pflanzenmorphologie entgegenreten. Ich wähle dazu die Symmetrie der Blüten, da hier, infolge des aufgehobenen Längenwachstums der Achse; häufig die Verhältnisse besonders einfach liegen, indem die gleichwertigen Elemente annähernd in derselben Ebene inserieren, was kompliziertere Erörterungen, die eine ausgesprochen spirallige Anordnung (Schraubung) mit sich brächte, vermeiden läßt.

3. Die Symmetrie der Blüten.

Der Symmetriegrad der einzelnen Blütenkreise.

Es wird vielleicht befremden, daß nicht von der Gesamtsymmetrie der Blüten, sondern nur von der Symmetrie des Kelches, der Corolla, des Androeceums oder des Gynoeceums gesprochen wird; doch ist dies die konsequente Folge unserer Definition der Symmetrie als die regelmäßige gegenseitige Lage gleichwertiger Elemente. Gleichwertig sind natürlich nur gleichgebaute Blütenteile. Wie sich dann die Symmetrien der verschiedenen Blütenkreise zueinander verhalten, ist eine Frage für sich.

Der Einfachheit halber wollen wir vorerst nur die Lagebeziehungen asymmetrischer Elemente untersuchen.

Tritt ein Element in der Blüte nur in der Einzahl auf und besitzt es, wie wir vorläufig voraussetzen, selbst keine Symmetrie, so ist dieser Blütenkreis asymmetrisch.

Kommt ein Blütenteil in der Zweizahl vor, nennen wir den Kreis 2zählig; lassen sich die beiden gleichwertigen Elemente nicht durch Spiegelung, sondern nur durch Drehung um 180° in einander überführen, ist die Symmetrie digyrisch (Gyre = Drehachse). Diese Anordnung kommt z. B. beim Kelch von *Chelidonium*, *Glaucium* u. a. *Papaveraceen* vor, wo infolge des Übereinandergreifens der Kelchränder die Spiegelsymmetrie zerstört wird und nur Drehsymmetrie vorhanden ist. Auch 3-, 4- oder 5zählige Kelch- oder Kronenblattkreise sind drehsymmetrisch (tri-, tetra-, pentagyrisch), wenn sich ihre Blätter konvolutiv decken (Fig. 7). Besonders schön läßt sich diese Drehsymmetrie bei der Corolla vieler *Oenotheraceen* (4zählig) oder *Malvaceen* (5zählig) feststellen (Fig 7 a, b). Für die ganze Ordnung der *Contortae* ist die Drehsymmetrie der Corolla charakteristisch.

Es gibt also zahlreiche Blütenkreise, deren Symmetrie gar nicht an Spiegelebenen, sondern lediglich an 2-, 3-, 4- oder 5zählige Drehachsen gebunden ist. Das maßgebende für die Symmetrie eines Blütenkreises ist daher nicht die Zahl seiner Symmetrieebenen, sondern ihre Zählig-

keit, die durch die Zeichen der 2—5 zähligen Symmetrieachsen symbolisiert werden soll.

Treten nun Symmetrieebenen zu diesen Symmetrieachsen, so kommt ein Satz der Symmetriellehre in Anwendung, der aussagt, daß Symmetrieebenen, die parallel zu Symmetrieachsen auftreten, sich so oft wiederholen müssen, als die Zähligkeit der Achse angibt.

Gesellt sich eine Symmetrieebene zu einer 2 zähligen Achse, wird sie durch die Drehachse verdoppelt (Fig. 7c), bei einer 3 zähligen verdreifacht usw. [disymmetral, trisymmetral usw.¹⁾], s. Fig. 8. S. 93.

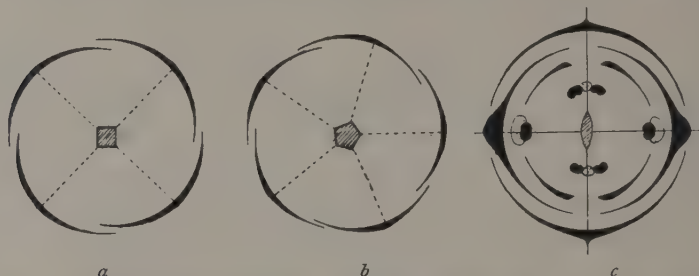


Fig. 7. Die Drehsymmetrie als Grundlage der radiären Blütensymmetrie.

a Tetragyrische Corolla von *Oenothera*. b Pentagyrische Corolla von *Malva*. c Disymmetrales (bilaterales) Diagramm von *Cardamine*; durch die 2 zählige Drehachse ist die 2-Zahl der Symmetrieebenen bedingt.

Die Spiegelsymmetrie kann dadurch zustande kommen, daß die gleichwertigen Elemente selbst spiegelsymmetrisch sind (Kelch von *Cardamine*, Fig. 7c) oder, daß asymmetrische Elemente spiegelbildlich zueinander vorkommen (Corolla von *Cardamine*, Fig. 7c). Bei Fig. 7c sieht man aus dem Schema, daß bei disymmetraler Symmetrie die beiden Symmetrieebenen nicht miteinander vertauschbar sind, denn nicht nach 90° , sondern erst nach 180° tritt wieder Deckstellung ein; dies ist der Grund, warum diese Art der Symmetrie in der älteren Blütenmorphologie „bisymmetrisch zygomorph“ genannt wurde. Da dieser Fall einer 2 zähligen Achse als Schnitlinie zweier senkrecht zueinander stehenden Symmetrieebenen in der Morphologie häufig auftritt und besonders wichtig ist, hat ihn Goebel mit einem besonderen Namen belegt (bilaterale Symmetrie); während er nach dieser Darstellung mit zur radiären Symmetrie zu rechnen wäre.

Das Schema von Fig. 8 zeigt deutlich, daß bei allen radiärsymmetrischen Blüten Drehachsen auftreten, während das Vorkommen

¹⁾ Hier wurde die Bezeichnung „Symmetrale“ für Symmetrieebene aus der formalen Blütenmorphologie übernommen.

von Symmetrieebenen auf gewisse Fälle beschränkt ist. Die Drehsymmetrie bildet, also die Grundlage der radiären Blütsymmetrie.

Die Symmetrieverchiedenheit der einzelnen Blütenkreise.

Im allgemeinen lassen sich wohl die einzelnen Blütenkreise bezüglich ihrer Symmetrie in eine der in Fig. 8 aufgestellten Klassen






















Drehachsen Symmetrieebenen	Zähligkeit:		Drehachsen Symmetrieebenen	
	asymmetrisch		monosymmetral	
		asymmetrisch		monosymmetral
		digyrisch		disymmetral
		trigyrisch		trisymmetral
		tetragyrisch		tetrasymmetral
		pentagyrisch		pentasymmetral

Fig. 8. Die Symmetriemöglichkeiten einzelner Blütenkreise. Die 1. Vertikalkolonne enthält die Fälle der Asymmetrie und Dorsiventralität, während alle anderen Kolonnen zur Radiärsymmetrie zu zählen sind.

einteilen. Gewöhnlich werden aber die verschiedenen Kreise auch verschiedene Symmetrie besitzen; es braucht nur an das Gynoeceum, dessen Zähligkeit sehr oft von der der anderen abweicht, erinnert zu werden. Besonders deutlich tritt dies hervor, wenn wir in der Blütenformel vor jedes Glied das Symbol seiner Symmetrie setzen:

Oenothera . . .	 K 4	 C 4	↓ A 4 + 4	 G (4)
Helianthemum . .	$K_{2,5} 2 + 3$	 C 5	A ∞	 G (3)
viele Umbelliferen	$K_{2,5} 5$	 C 5	$A_{2,5} 5$	 G (2)
viele Liliaceen . .		 [P 3 + 3	A 3 + 3	G (3)]

Bei *Oenothera* ist der Kelch tetrasymmetrisch. Die konvolutiv sich deckende Corolla dagegen tetragyrisch, das Androeceum gar dorsiventral und das Gynoeceum wieder tetrasymmetrisch. Bei *Helianthemum* besitzt der Kelch infolge seiner ausgeprägten $\frac{2}{5}$ -Stellung (in der Formel als Index angedeutet) keine Symmetrie, während uns in der Krone 5zählige Drehsymmetrie, im Gynoeceum dagegen 3zählige Spiegelsymmetrie, entgegentritt. Ähnliche Verhältnisse liegen bei den Umbelliferen mit ihrem 2zähligen Gynoeceum vor (s. auch Fig. 1c, Corolla pentagyrisch, Gynoeceum trisymmetrisch). Relativ selten gibt es Blüten, wo sämtliche Blütenkreise die gleiche Symmetrie besitzen (z. B. Liliaceen , Cruciferen , manche Campanulaarten , s. Fig. 10).


Goebel hat zuerst nachdrücklich auf solche Symmetrieveränderungen in den verschiedenen Blütenkreisen aufmerksam gemacht und gezeigt, daß sie entwicklungsmechanisch von großer Bedeutung sind (Entfaltungsbewegungen, S. 373 ff). Wo Symmetrieebenen von Kreisen mit verschiedener Symmetrie zusammenfallen, ist keine gegenseitige Beeinflussung dieser Blütenkreise zu erwarten, wohl aber dort, wo sie nicht zusammenfallen.

Die Beurteilung der Gesamtsymmetrie der Blüte ergibt sich so aus der Analyse und nachherigen Kombination der Symmetrien der einzelnen Blütenkreise. Dabei ist dann natürlich auch die Orientierung zur Blütenachse mit in Betracht zu ziehen.

4. Wert der geometrischen Symmetriebetrachtung.

Die bei den Blüten für asymmetrische Elemente durchgeführte Symmetriebetrachtung kann auch auf symmetrisch gebaute gleichwertige Elemente übertragen werden (symmetrisch zusammengesetzte Blätter, ganze Blüten); es gelingt dann, wie es eingangs schon getan wurde, die Gesamtsymmetrie von Blütenständen, Blattstellungen usw. zu beurteilen (s. Fig. 4 u. 5). Der Symmetriepan, der in gleichwertigen Elementen steckt, wiederholt sich dann so oft als dieses Element auftritt und seine Anordnung besitzt dann natürlich denselben Symmetriegrad wie die Anordnung der gleichwertigen Elemente (s. Fig. 4, die Symmetrieebene, die für die Symmetrie der einzelnen Blüten in Betracht kommt).

Die geometrische Symmetriebetrachtung erlaubt uns so die gegenseitige Lage irgendwelcher gleichwertiger Elemente genau zu beschreiben; sie gestattet die bestehenden in der Pflanzenmorphologie gebräuch-

lichen Symmetriefälle einfach zu symbolisieren (z. B. bilateral = )

und sie auf Grund der aufgestellten Symmetriearten unterzuteilen:

Die dorsiventrale Symmetrie ist durch das Fehlen von Drehachsen charakterisiert; es kann ihr entweder eine gewöhnliche Symmetrieebene oder eine Gleitspiegelebene zugrunde liegen¹⁾.

Umgekehrt ist die radiäre Symmetrie immer an eine Achse gebunden (Drehsymmetrie). Diese Achse kann die Schnittlinie von Symmetrieebenen sein; häufig fehlen aber Symmetrieebenen. Sind die Achsen Schraubenachsen (z. B. Blattstellung), so liegt der Fall der Spirotrophie vor.

Die geometrische Symmetriebetrachtung ist rein beschreibend und gibt im Gegensatz zur kausalen Problemstellung über speziell biologische Fragen wohl nur in seltenen Fällen Auskunft; dagegen erlaubt sie einige Ausblicke in bezug auf die Symmetrie im allgemeinen.

Vor allem ist wichtig, daß wir in der Pflanzenmorphologie genau dieselben Prinzipien der Anordnung (Parallelverschiebung, Drehung, Spiegelung, Gleitspiegelung, Schraubung) antreffen, wie in der geometrischen Betrachtung der gegenseitigen Lage identischer Punkte im Raume. Es läßt sich so zeigen, daß die symmetrische Ausbildung der Organismen nicht etwa, wie von gewisser naturphilosophischer Seite behauptet wird, ein besonderer Ausfluß des Lebens ist, sondern, daß

1) Sind bei dorsiventralen Organen die beiden Seiten ungleich ausgebildet, darf vom geometrischen Standpunkt aus nicht mehr von Symmetrie gesprochen werden.

Symmetrie ganz allgemein auftritt, wenn sich gleichwertige Elemente rhythmisch im Raume wiederholen.

Im Reiche des Anorganischen ordnen sich gleichwertige Richtungen, die ungestört von einem Punkte ausstrahlen, symmetrisch an. Ganz ähnlich werden sich daher in der Biologie gleichwertige Wachstumsrichtungen verhalten. Es wird so verständlich, daß, wenn z. B. durch Hunger oder dergleichen die Zähligkeit eines Blütenkreises experimentell von 5 auf 4 herabgedrückt wird, sich die verminderte Zahl der ausgezeichneten Richtungen auch wieder symmetrisch um die Achse anordnen. Bei plagiotropen Organen werden gewöhnlich die beiden Seiten der ausgezeichneten Richtungen gleichwertig sein, daher die spiegelsymmetrische Ausbildung der meisten Blätter. Werden dagegen die



Fig. 9. Das Auftreten ungleichwertiger Richtungen setzt den Symmetriegrad herab.

Seiten der ausgezeichneten Richtungen, die um eine Achse angeordnet sind, ungleichwertig, so stellt sich reine Drehsymmetrie ohne Symmetrieebenen ein. Plagiotope Organe werden dabei asymmetrisch (Fig. 9).

Es sind also auf Grund der geometrischen Symmetriebetrachtung, wenn mehr als eine ausgezeichnete Wachstumsrichtung auftritt, die niedrigen Symmetriearten und die Asymmetrie als abgeleitet zu bezeichnen; obschon bei der Symmetrieentwicklung zu Beginn der Abhandlung der umgekehrte Weg, nämlich der des Symmetrieaufbaues der zusammengesetzten Symmetrieformen aus einfachen eingeschlagen wurde.

Der Grund, warum ungleichwertige Richtungen auftreten, kann nur durch eine kausale Problemstellung aufgeklärt werden.

5. Die Grenzen der geometrischen Symmetriebetrachtung.

Die Prinzipien der Drehung, Spiegelung usw. liefern in der Biologie keine Symmetriegesetze, sondern nur allgemeine Richtlinien, nach denen die Anordnung gleichwertiger Elemente erfolgt.

In der Mineralogie dagegen, wo die geometrische Symmetriebetrachtung in der Strukturlehre der Kristalle die größte Bedeutung

erlangt hat, erweisen sich alle Symmetriebeziehungen als gesetzmäßig. Dies rührt daher, weil dort die distinkten Punkte, deren gesetzmäßige gegenseitige Lage studiert wird, den Raum lückenlos erfüllen.

Die lückenlose Raumerfüllung ist die notwendige Bedingung dafür, daß Symmetriegesetze auftreten, denn sie beschränkt die Zähligkeit der Drehachsen auf 2-, 3-, 4- und 6zählige und schafft dadurch eine begrenzte Zahl von Symmetriemöglichkeiten.

Da für die Biologie meist nur eine möglichst günstige Verteilung im Raume, nicht aber eine lückenlose Raumerfüllung in Betracht kommt, bleibt die Zahl der Symmetriemöglichkeiten unbeschränkt, was mit ein Grund des viel bewunderten Formenreichtums in der Biologie ist. Die Zähligkeit der Drehachsen kann von $2 - \infty$ variieren. So ist auch die Möglichkeit für das Auftreten 5zähliger Symmetrieachsen gegeben, die in der Blütenmorphologie eine wichtige Rolle spielen und über deren Fehlen in der unbelebten Kristallwelt sich ältere Morphologen oft gewundert haben.

Dazu gesellt sich in der Biologie eine gewisse Variabilität des Drehwinkels der Symmetrieachsen (namentlich bei Schraubenachsen), der bei der lückenlosen Raumerfüllung stets denselben Wert beibehält (30° , 45° , 60° , 90° , 120° oder 180°), wodurch das Auftreten von wirklichen Symmetriegesetzen vereitelt wird.

Sobald aber in der Biologie das Prinzip der lückenlosen Raumerfüllung auftritt, stellen sich auch hier strengere gesetzmäßige Symmetrieverhältnisse ein: man denke z. B. an eine Bienenwabe oder den lückenlos mit Achänen besetzten Fruchtkuchen von *Helianthus*.

Ein weiterer Grund, welcher der geometrischen Symmetriebetrachtung in der Biologie ihre Grenzen steckt, ist das Fehlen vollkommen gleichwertiger Elemente; die verschiedenen Blätter eines Sprosses oder die Blüten eines Blütenstandes werden nie vollkommen identisch untereinander sein, namentlich die jüngst entstandenen nicht. Dazu kommt noch, daß infolge des Fehlens des Prinzips der vollkommenen Raumerfüllung die Abstände gleichwertiger Elemente nicht immer genau gleich groß zu sein brauchen.

6. Schlußbetrachtung.

Die Symmetrie wurde als die regelmäßige gegenseitige Lage rhythmisch wiederholter gleichwertiger Elemente definiert. Die Möglichkeiten gesetzmäßiger rhythmischer Anordnung werden durch die sechs Deckoperationen und deren Kombinationen gegeben. Diese Anordnungsmöglichkeiten gelten für alle im Raume regelmäßig sich wiederholenden

Teile, ob sie nun aus der unbelebten oder belebten Natur stammen. Die geometrische Erörterung ist somit die Grundlage jeglicher beschreibenden Symmetriebetrachtung, ob es sich um Pflanzen, Tiere, Kristalle oder Kunstprodukte handle; sie gehört zur Grundlage einer allgemeinen Morphologie.

In der Biologie werden die Symmetriemöglichkeiten einerseits durch das Auftreten polarer Achsen in gewissem Sinne eingeschränkt, dagegen durch das Fehlen des Prinzips der lückenlosen Raumerfüllung ins Unermeßliche vermehrt. Eigentliche Symmetriegesetze können daher nicht erwartet werden; dagegen lassen sich die sechs Deckoperationen der allgemeinen Symmetrielehre und zahlreiche ihrer Kombinationen mit sprechenden Beispielen belegen.



Fig. 10.

Die mathematischen Beziehungen der gegenseitigen Anordnung gleichwertiger Elemente ergeben sich, wie Goebel anlässlich der Kritik der mechanischen Blattstellungstheorie voraussagte, tatsächlich als „selbstverständlich“ (Organographie, I S. 196).

Die geometrische Symmetriebetrachtung macht auf Zusammenhänge mit anderen großen Wissenschaften aufmerksam und gibt uns die Mittel zu genauerer Beobachtung und schärferer Beschreibung in die Hand; doch trägt sie nichts zur Lösung der kausalen Fragestellung in der Biologie bei. Dagegen bildet sie die Grundlage jeglicher Symmetriehandlung, denn sie bleibt unberührt und unabhängig von allen Wandlungen in der kausalen Betrachtungsweise.

Benutzte Literatur.

- Goebel, K., Organographie der Pflanzen, I—III. Jena 1913/23.
 Ders. Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1925. 2. Aufl.
 Ders. Über Symmetrieverhältnisse in Blüten. Wiesner Festschrift, S. 151 (1907).
 Eichler, A. W., Blütendiagramme, I und II. Leipzig 1875/78.
 Massart, J., *Éléments de biologie générale*, Bd. II. Brux. 1923.
 Vöchting, H., Über Zygomorphie und deren Ursachen. Jahrb. 17, 297 (1886).
 Peyritsch, Ätiologie der Pelorienbildung. Denkschr. d. Ak. d. Wiss. Wien, Bd. 38 (1878).
 Schüepp, O., Beiträge zur Theorie des Vegetationspunktes. Ber. d. deut. bot. Ges., 34, 847 (1916).
 Haeckel, E., Kunstformen der Natur. Leipzig und Wien 1904.
 Niggli, P., Geometrische Kristallographie des Diskontinuums. Berlin und Leipzig 1919.
 Ders. Lehrbuch der Mineralogie, Bd. 1. Berlin 1924.

Das Perikarp der Proteaceae.

Ein Beitrag zur Biologie der Früchte.

Von Franz Filla.

Mit 70 Figuren im Text und Tafel I.

Einleitung.

Von seiner Reise nach Australien im Jahre 1898 brachte Geh. Rat v. Goebel unter anderem eine stattliche Sammlung von Früchten der für Australien so typischen Proteaceae mit. Die ungewöhnlich dicken Perikarpn dieser Früchte veranlaßten ihn, ihre anatomische Untersuchung anzuregen, um zugleich eventuelle Beziehungen ihres Baues zu dem Klima Australiens herauszustellen. Seiner Anregung folgend, übernahm ich die Aufgabe. Im Laufe der Arbeit stellte sich immer fühlbarer das Bedürfnis ein, auch lebendes Material heranzuziehen, um die Entwicklung mancher charakteristischer Befunde verfolgen zu können. Was unsere botanischen Gewächshäuser an fruktifizierenden Proteaceen boten, wurde benutzt. Es sind aber verhältnismäßig nur wenige Arten zur Blüte und Fruchtbildung gekommen, nämlich *Hakea cycloptera*, *Hakea suaveolens*, *Hakea microcarpa* und einige *Grevillea*-Arten. Verfasser wandte sich nun an die botanischen Gärten von Berlin und Wien, ohne jedoch etwas brauchbares zu erhalten. Eine reiche Ausbeute hätte jedenfalls der Privatgarten Hanbury in Mortola an der Riviera bieten können. Eine diesbezügliche Bitte an den englischen Besitzer dieses durch einen Deutschen geschaffenen Gartens wurde nicht einmal einer Antwort gewürdigt. Demgegenüber verdient hervorgehoben zu werden, daß der Verfasser der Kap-Flora, Marloth in Kapstadt, auf eine briefliche Anfrage wenigstens *Protea mellifera* und *Leucadendron ascendens* geschickt hat, die jedoch für die Arbeit keine Bedeutung hatten. So ergab sich die Notwendigkeit, die Entwicklungsstadien im Herbarium zu suchen. Ich habe daraufhin sämtliche Proteaceen des Münchener Herbars untersucht und auch einige aus Berlin entliehen. Natürlich ist es wenig ermutigend, nach Herbarmaterial

Entwicklungsstadien zu bearbeiten. Erstens sind die lebenden Gewebe oft stark deformiert, Kambien z. B. meist zerfallen; zweitens haben die Sammler kein Gewicht gelegt auf Fruchtsätze bei ihren Pflanzen, sondern waren mit mehr oder weniger guten Blüten zufrieden. Doch glaube ich wenigstens einen Einblick in die vielgestaltigen Bauverhältnisse der Proteaceen-Fruchtschalen und bei den wichtigsten Gattungen auch den Entwicklungsgang darbieten zu können. Von den 53 Gattungen sind fast alle untersucht worden.

Die Arbeit wurde fertiggestellt im botanischen Institut Nymphenburg, München, unter Geh. Rat v. Goebel, dessen wissenschaftlicher Anregung und Unterstützung ich mich erfreuen durfte. Ihm sei an dieser Stelle mein aufrichtigster Dank zum Ausdruck gebracht.

München, 10. Februar 1924.

Klima und edaphische Faktoren.

Die Proteaceen sind beschränkt auf die Südhemisphäre: Australien, Südafrika und Südamerika. Ihr Hauptverbreitungsgebiet ist Australien, wo 720 der rund 1100 bekannten Arten leben. Von den australischen Provinzen stellt aber Südwest-Australien das eigentliche Eldorado der Proteaceen dar; sie sind hier 10 mal so stark entwickelt als im übrigen Australien. Hier ist auch die Heimat des einzig dastehenden progressiven Speziesendemismus der australischen Flora, der sich auf ungefähr 82% beläuft, eine Zahl, wie sie kaum von einer andern Flora der Erde erreicht wird. Das Hauptkontingent dieser interessanten, endemischen Formen stellen die Proteaceen dar.

Diese Familie kann jedenfalls ein hohes Alter für sich in Anspruch nehmen. Das zeigt ihre geographische Verbreitung. Im Paläo- und Mesozoicum standen Südamerika mit Südafrika und Australien in Verbindung und bildeten den riesigen Südkontinent (Gondwanaland). Erst im Miocän erfolgte die Trennung in drei Kontinente, und damit die Isolierung der drei Areale der Proteaceae. Je vollkommener nun die Isolierung eines Gebietes ist, desto schöner und reiner wird sich dort eine autochthone Flora mit reichen Endemismen entwickeln können. Besonders ausgeprägt sind diese Verhältnisse in Westaustralien, weil dort die klimatischen Bedingungen der angrenzenden Landstriche eine geradezu insulare Abgrenzung bewirken. Liegt doch im Osten und Norden die Eremaea, die nach Art einer Wüste den Westen des Landes vom übrigen Kontinent abschließen. Dadurch ist eine Vermischung

mit malesischen und antarktischen Pflanzenelementen von Osten und Norden her seit Jahrtausenden unmöglich gewesen. So ist Westaustralien ein wahres Dominium der autochthonen Flora geworden. Das Land war der Schauplatz einer ruhigen, gleichmäßigen, durch lange Zeit wenig gestörten Wirkung der äußern Faktoren, die in Richtung und Stärke sehr ähnlich dem gegenwärtig wirksamen Kräftespiel gewesen zu sein scheint. Wir müssen darum in Westaustralien einen typisch naturgemäßen Zustand der Vegetation erblicken, die in sehr langen Zeiträumen, die ruhige Abstufung ihrer Daseinsmedien auf sich wirken lassen und in ihrer Heimat wirklich heimisch werden konnte. Das macht eben dies Gebiet so wertvoll für das Studium der ursächlichen Zusammenhänge unserer Flora. Ein isoliertes Gebiet, wie Australien, ist eo ipso geeignet für die Reinerhaltung endemischer Formen.

Bei den Proteaceen ist aber noch eine andere Merkwürdigkeit zu erklären, und das ist ihre Proteus-artige Vielgestaltigkeit. Sie ist es ja, die der Familie den Namen gab: (Proteaceae). Bis heute sind etwa 1100 Arten bekannt, die sich auf 53 Gattungen verteilen. Davon entfallen rund 66% auf Australien, nämlich 720 Arten. Das indisch-malayische Waldgebiet beherbergt 25 Arten, der Rest verteilt sich auf das Kapland mit 262, und Südamerika mit nur 36 Arten. Es fragt sich nun: wie ist diese Formenfülle phylogenetisch zu erklären, speziell im Hauptverbreitungsgebiet, in Westaustralien?

Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese Mannigfaltigkeit auf das Klima zurückgeführt werden muß, dieses ist nämlich in Westaustralien so vielgestaltig, wie die Pflanzendecke selbst. Von einem australischen Klima an sich kann man eigentlich überhaupt nicht reden. Denn das ist in den einzelnen Teilen Australiens trotz gleicher geogr. Breite grundverschieden. Der Osten ist niederschlagsreich und hat Gebiete tropischen Regenwaldes ausbilden können. Demgegenüber zeigt das Innere des Kontinents ein ausgeprägt regenarmes Sandmeer, das nur von sklerophiler Strauchvegetation bestanden ist. Hier entspricht dem wüstenartigen Einerlei des sandigen Bodens auch eine Monotonie der Strauchflora. Das sind die dornigen Dickichte der Scrubs in der Eremaea, soweit man sie überhaupt kennt. Meist sind Straucheukalypten und Akazien an ihrer Bildung beteiligt. Proteaceen kommen auch vor; aber ihre wahre Heimat ist dort nicht. Diese liegt vielmehr in Westaustralien. Hier herrscht ein ideal abgestuftes Klima. Die Isohyeten laufen annähernd parallel zur Westküste. In der Südwestküstenzone fällt 125 cm Regen. Nur wenige km landeinwärts reihen sich bänderartig die Zonen mit 100 cm, 90 cm, 75 cm etc. an-

einander, bis wir bei der Regenlinie 40—30 cm an die Grenze der Eremaea gelangen. Es ist auffallend, wie dieser bandartigen Ausbildung des Klimas auch eine ähnlich abgestufte Flora entspricht. Von urwaldähnlichen Beständen des Litorale kommt man landeinwärts in stets neue Formationszonen der Vegetation. Die Wälder werden landeinwärts bald abgelöst von dem Jarradistrikt (mit *Eucalyptus marginata*), dann von gelockerten *Eucalyptus*beständen, Sträuchern und endlich der Eremaea.

So entsteht ein buntgewirktes Muster der verwirrend reichen Flora Südwestaustraliens. Einzigartig auf der Erde ist ihre Befähigung, verschieden geartete Verhältnisse auszunutzen und sich ihnen anzupassen. Ein temperiertes Klima hat nur das Küstengebiet. Innen auf der Hochfläche herrschen schroffe Extreme in Hitze und Kälte. Nicht selten sind in Winternächten Fröste. Das Land gehört zum Winterregengebiet. Es gibt nur zwei Arten von Wetter: das Winterwetter = Regenzeit, und das Sommerwetter = regenlose Zeit.

Australien ist ein uralter Kontinent. Sein Sockel ist kalkarmes Urgestein: Granit, Phyllit, Glimmerschiefer und Konglomerat. Darüber ist eine Sanddecke ausgebreitet, die den Verwitterungsschutt der alten Veste darstellt. Die oberflächlichen Ablagerungen sind: Kies (Gravel), Eisensandstein (ironstone) und Konglomerat.

A. Spezieller Teil.

In der älteren Literatur finden sich nur zweimal Angaben über den Bau des Perikarps: einmal bei Malpighi und das andere mal bei Schleiden. Aber ihre Mitteilungen sind nur spärlich und müssen als überholt bezeichnet werden. Schleiden will zum Beispiel bei jedem trockenen Perikarp 4 differente Gewebelagen unterscheiden: 1. die äußere Epidermis, 2. die innere Epidermis, 3. die äußere Parenchymschicht und 4. die innere Parenchymschicht, letztere mit verdickten, verholzten, in die Länge gestreckten Zellen. A. Richard stellte demgegenüber drei Schichten in der Fruchtschale fest, die er mit den jetzt noch üblichen Ausdrücken: Exo-, Meso-Endokarp belegte.

Nach diesen Angaben Schleidens und Richards könnte es scheinen, als ob ein einheitlicher Plan den Bau der Fruchtschale beherrschte. Das ist jedoch nicht richtig. Vielmehr herrscht hier eine Manigfaltigkeit im Bau des Fruchtblattes, wie wir sie ähnlich auch beim

Laubblatt vorfinden. Nach einem einheitlichen Schema ist hier die Natur, wie auch sonst, nicht vorgegangen.

Eine neuere Arbeit: „Über den Bau trockener Perikarprien“ hat Gr. Kraus in Pringsheims Jahrb. V veröffentlicht. Er befaßt sich jedoch ausschließlich mit einheimischen Früchten, deren Perikarprien verhältnismäßig dünn und einfach gebaut sind. Die Bauverhältnisse lassen sich nicht auf die ausländische Flora übertragen. So ist z. B. der Satz seiner Arbeit nicht haltbar, daß die äußere Epidermis der Fruchtschale nirgends durch Korkbildung entfernt oder unterlagert sei. Hat doch *Hakea suaveolens* ein so dickes und deutliches Periderm, daß es ganz gut als Musterbeispiel, ähnlich wie *Cytisus Laburnum*, in die Lehrbücher Aufnahme finden könnte.

Eine andere Anschauung von Kraus, die bis heute als die selbstverständliche gehalten wurde, muß durch meine Untersuchung der Proteaceenfrüchte korrigiert werden. Kraus drückt dies so aus: „Im allgemeinen sind zurzeit der Blüte sämtliche Gewebe der Frucht angelegt, und die ganze Entwicklung des Perikarps besteht von der Blüte an in der Ausbildung dieser Gewebe“. Mit anderen Worten: Wir haben es hier nur mit primärem Wachstum zu tun. Demgegenüber ist es mir gelungen, bei mehreren Proteaceen ganz deutliches sekundäres Dickenwachstum nachzuweisen, wie das im Folgenden noch einzeln dargetan wird.

Unter den neuesten Publikationen findet sich eine Dissertation von Justin Schwarzb Barth, Erlangen, 1904, betitelt: „Anatomische Untersuchungen von Proteaceenfrüchten und Samen“. Der Verfasser hat jedoch seine sonst fleißige Arbeit mit etwas irreführendem Titel versehen. Er behandelt nämlich fast ausschließlich die Samenschale, und die Fruchtschale nur in einigen Fällen und auch hier nur unzureichend. So sagt er über die überaus wichtige Gattung *Hakea* auf Seite 27 wörtlich: „Ich komme nun auf die anatomischen Verhältnisse der Frucht und insbesondere der Samen zu sprechen. Betreffs ersterer sei hier nur ganz kurz erwähnt, daß die mächtige Fruchtwand in anatomischer Beziehung nichts bemerkenswerthes aufweist. Das Gewebe derselben besteht im wesentlichen aus stark verdickten, getüpfelten und verholzten Zellen, die teilweise in typische Steinzellen mit verzweigten Tüpfeln übergehen“. Das ist alles, was er gefunden hat. Vom sekundären Dickenwachstum hat er wohl deswegen nichts gemerkt, weil ihm vielleicht nur reife Früchte und kein lebendes Material zur Verfügung stand. Er zeigt sich wieder einmal, wie wichtig es ist, die Entwicklungsgeschichte zu Rate zu ziehen, um ein fertiges Organ

einer Pflanze richtig verstehen zu können. Da Schwarzbarth auch sonst den Fruchtschalen der Proteaceen wenig Beachtung schenkt, ist meine Arbeit, trotz der Gleichheit der Überschrift, als eine ganz verschiedene zu betrachten.

Ich führe nun die wichtigsten Vertreter der Proteaceen einzeln in ihrem anatomischen Bau des Perikarps an, um dann einige allgemeine, zusammenfassende Erwägungen anzuschließen.

Die Systematik der Proteaceae stammt von Bentham, dem Verfasser der *Flora australiensis*. Sie gründet sich auf die Früchte. Diese sind entweder Schließfrüchte oder Springfrüchte. Die Proteaceen mit Schließfrüchten nennt Bentham Nucamentaceae, die mit aufspringenden Früchten Follikulares. Engler beanstandet an dieser Benennung, daß zu den Nucamentaceae nicht bloß Nüsse, wie der Name aussagt, sondern auch Steinfrüchte gehören. Bei den Follikulares, die nach ihrer Bezeichnung bei der Reife aufspringen müßten, gebe es einige Fälle geschlossen bleibender Früchte. Er schlägt darum für die zwei genannten Gruppen die Namen vor: Persoonioideae und Grevilleoideae, nach den zwei typischen Gattungen Persoonia und Grevillea.

I. Nucamentaceae (Persoonioideae Engler).

Die Gruppe ist scharf gesondert durch zwei Merkmale: 1. sind ihre Blüten einzeln und 2. sind nur Schließfrüchte vorhanden und zwar teils Nüsse, teils Steinfrüchte. Es werden vier Tribus unterschieden: Persoonieae, Franklandieae, Proteeae und Conospermeae.

1. Persoonieae.

Hierher gehören neun Gattungen, von denen sieben auf Ostaustralien und zwei auf Südafrika sich verteilen.

Ich behandle hier 3 Genera, nämlich *Cennarhenes*, *Persoonia* und *Brabeium*.

a) *Cennarhenes*.

Cennarhenes ist in Ostaustralien heimisch. Die Frucht ist eine Steinfrucht von der Größe einer Schlehe (Fig. 1). Das saftige Fruchtfleisch (Exokarp) wird gebildet von schwammigen, isodiametrischen Parenchymzellen ohne besondere Differenzierungen. Nach außen schließt eine Epidermis mit dicker Außenschicht und Cuticula die Frucht ab. Will man die Epidermis als Exokarp bezeichnen, so wäre die

fleischige Schicht das Mesokarp und der Steinkern das Endokarp. Doch scheint es mir nicht angebracht, die Epidermis allein als Exokarp zu benennen und sie gleichberechtigt neben Meso- und Endokarp zu stellen. Das natürliche wäre offenbar, bei den Steinfrüchten, also auch unseren Kirschen und Pflaumen, nur zwei Schichten zu unterscheiden: Exo- und Endokarp.

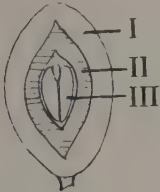


Fig. 1.

Cennarhenes nitida.
I. saftiges Fruchtfleisch. II. Steinkern. III. Samen.
Vergr. 4/3.



Fig. 3.

Cennarhenes nitida.
Steinzellen des Endokarps einer reifen Frucht. Vergr. 53.

Das Jugendstadium von *Cennarhenes* ist in Fig. 2 wiedergegeben. Die zwei Perikarpschichten sind deutlich vorgebildet. Wo sie aneinandergrenzen, liegende Leitbündel. Die Zellen, die später den Steinkern bilden sollen, sind in diesem Stadium kaum halb so groß als die äußere Schicht von Parenchym, das später kollenchymatisch wird und das saftige Fruchtfleisch liefert. Die weitere Entwicklung beschränkt sich auf das pri-

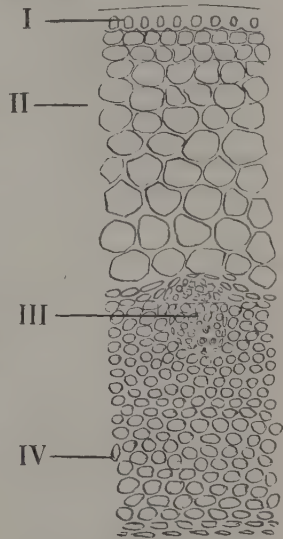


Fig. 2. *Cennarhenes nitida*.
Querschnitt durch das Perikarp einer jungen Frucht.
I. Epidermis, II. großlumiges Parenchym, das spätere Exokarp. III. Leitbündel. IV. Kleinlumiges Parenchym, das den Steinkern liefert. Vergr. 53.

miäre Wachstum der vorhandenen Zellen, wobei das Endokarp sich zu typischen Steinzellen von gleicher Größe und Tüpfelung differenziert (Fig 3). Das Lumen der Steinzellen ist ziemlich groß und führt von Gerbstoff braun gefärbte Plasmaklumpen.

b) *Persoonia*.

Dieses Genus ist in Ostaustralien mit 36 Spezies und in Westaustralien mit 23 vertreten. Es sind kleine Bäume, die meist nur im Schutz der höheren Eukalypten zu finden sind. Ihre Früchte sind Steinfrüchte von der Größe einer kleinen Kirsche (Fig. 4). Je nach der Art sind ein oder zwei Fächer mit je einem Samen vorhanden. Im letzteren Falle liegen die Fächer schräg zur Längsachse und sind durch eine falsche Scheidewand von einander getrennt. Der Steinkern,

das Endokarp besteht aus typischen Steinzellen mit verzweigten Tüpfeln. Im Fruchtfleisch (Exokarp) kann man zwei Schichten unterscheiden: eine äußere mit großen gerbstoffführenden Kollenchymzellen (diese sind in der Fig. 4 nicht als Kollenchymzellen gezeichnet) und eine innere, mit dünnwandigen, zusammengedrückten gerbstofffreien Parenchymzellen. Hier finden sich die Leitbündel. Nach außen wird das Exokarp durch eine Epidermis mit kräftiger Außenschicht und dünner Kutikula abgeschlossen (Fig. 5).

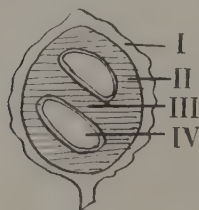


Fig. 4.

Fig. 4. *Persoonia myrtilloides*. Längsschnitt durch die reife Frucht. Vergr. 2. I. eingeschrumpftes Fruchtfleisch = Exokarp. II. holziges Endokarp. III. falsche Scheidewand zwischen den beiden Samen. IV. Samen.

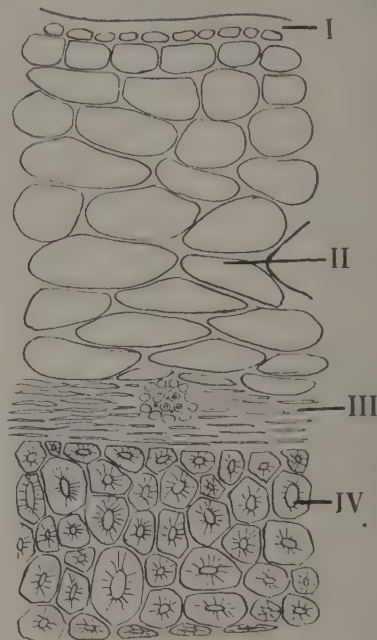


Fig. 5.

Fig. 5. *Persoonia myrtilloides*. Querschnitt durch das reife Perikarp. I. Epidermis. II. Exokarp. III. Schicht zusammengedrückter Zellen des Exokarps mit den Leitbündeln. IV. Endokarp, bestehend aus Steinzellen. Vergr. 53.

Nach dem Gesagten ist der Bau der Gattung *Persoonia* dem von *Cennarhenes* sehr ähnlich. Es sind typische Steinfrüchte. Nicht so gebaut ist die folgende Gattung:

c) *Brabeium*.

Diese *Proteaceae* ist im Kapland heimisch. Ihre Früchte sind Nüsse von der Größe einer Pflaume (Fig. 6). Die Fruchtschale ist aber verhältnismäßig weich und von morscher Beschaffenheit. Der Bauplan dieses Perikarps ist typisch für fast alle noch später zu erwähnenden nußfrüchtigen *Proteaceen*: Im Endokarp laufen dicht nebeneinander die zahlreichen Leitbündel in der Richtung der

Längsachse. Sie sind mit Sklerenchymfasern dick umhüllt und bilden einen geschlossenen, festen, inneren Mantel. Zur Peripherie, also



Fig. 6.
Brabeium
stellatifolium.
Frucht. $\frac{2}{3}$ der
natürlichen
Größe.

rechtwinkelig, entsenden diese in radialer Richtung stark sich verästelnde Gefäßbündel, die bis zur Epidermis vordringen und mit ihren sie umhüllenden Sklerenchymfasern ein reich verzweigtes Festigungsgerüst bilden (Fig. 7 und 8).

Die Tangentialschnitte (Fig. 8) zeigen diese Stränge mit den Resten der Gefäße im Innern im Querschnitt. Alle Zwischenräume werden ausgefüllt von lockerem, dünnwandigen Parenchym, das, wie fast überall bei den Proteaceen, von Gerbstoff stark gebräunt ist. Steinzellenbildungen fehlen. Das einzige Festigungselement bilden hier also nur die verholzten, englumigen Sklerenchymfasern, die die Gefäßstränge umhüllen.



Fig. 7. Brabeium stellatifolium.
Querschnitt. I. Sklerenchymfasern.
II. Leitbündel. Vergr. 9.

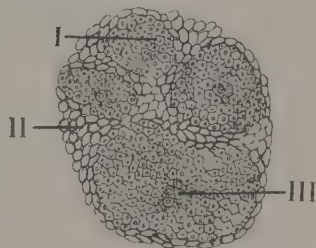


Fig. 8. Brabeium stellatifolium.
Tangential-Schnitt. I. Sklerenchymfaserbündel. II. parenchymatische Füllzellen. III. Reste von Leitbündeln. Vergr. 53.

2. Conospermeae.

Nur zwei Gattungen umfaßt die auf Australien beschränkte Tribus. Diese sind Conospermum und Synaphea.

a) Conospermum.

Jedem Besucher Australiens ist dieser Strauch bekannt. Zur Blütezeit ist er über und über bedeckt mit weißen, wolligen Blüten. Deshalb nennt man ihn allgemein nur „Flannel-flower“. In den Gebieten der baumlosen niedrigen Gebüsche, die die unabsehbaren weiten Sandflächen bedecken, hüllt er auf weite Strecken den unfreundlich starren Scrub in ein weiches, weißes Festgewand. Der Name Conospermum ist der kreiselförmigen Frucht entlehnt, die eine einsamige Nuß bildet (Fig. 9). Das mikroskopische Bild ist äußerst einfach. Hier wird man vergeblich nach den üblichen 3—4 Schichten der Perikarprien suchen. Der ganze Querschnitt zeigt nur eine

Zellenart, nämlich mehr oder weniger regelmäßige Steinzellen. Nicht einmal eine Lage von Parenchym ist da. Alles ist gleichsam ver-

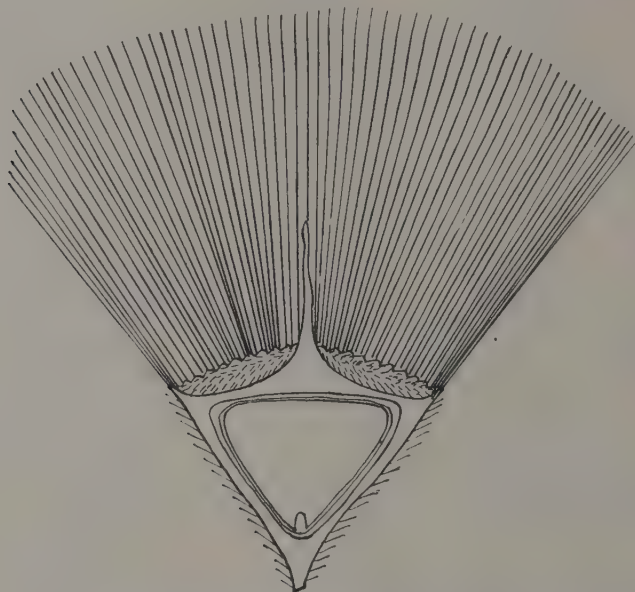


Fig. 9. *Conospermum triplinervium*. Längsschnitt durch eine reife Frucht, vergrößert. Am Rande der Kreiselfrucht ein Kranz langer Haare.

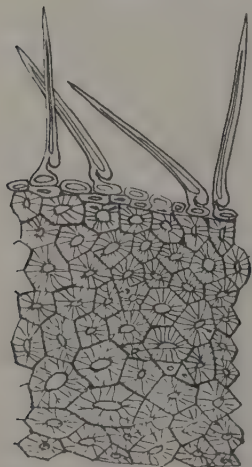


Fig. 10. *Conospermum triplinervium*. Längsschnitt durch das reife Perikarp. Vergr. 53.

steinert. Trotz der geringen Dicke wird ein solches Perikarp seine Aufgabe, den Samen zu schützen, gut lösen können. Der in Fig. 10 dargestellte Schnitt ist ein Längsschnitt und hat zufällig keines der sonst zahlreichen Leitbündel getroffen, die longitudinal in dem Kegelmantel verlaufen.

Die oberste Wand des Kreisels ist umsäumt mit einem Kranze langer Haare, die im Dienst der Verbreitung der leichten Nüsse durch den Wind stehen dürften. Sie sind übrigens merk-

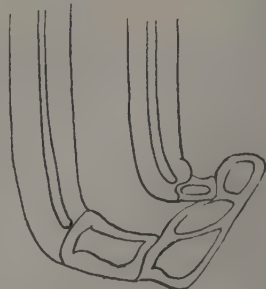


Fig. 11. *Conospermum*. Große Haare am Fruchtrand. Vergr. 108.

würdig auf der Innenseite des Ringwalles inseriert, so daß ihre kräftigen Stielzellen wagrecht nach innen stehen und von da ab sich rechtwinkelig nach oben wenden (Fig. 11). Noch sonderbarer sind die kleinen Haare an den Seitenwänden der Kreiselfrucht gebaut. Sie bilden regelrechte Gelenke mit Arretierungsvorrichtungen (Fig. 12). Alle Gelenke sind in derselben Richtung, nämlich abwärts gekehrt und die Haare schräg aufwärts gerichtet. Wahrscheinlich führen sie hygroskopische Bewegungen aus und legen sich bei trockener Luft flach auf die Fruchtwand zum Schutz gegen die starke Insolation. Bei feuchter Luft werden sie wagrecht abstehen. Die kleinen Wandhaare haben übrigens eine weitlumige Endzelle mit braunem Inhalt. Beachte, daß die Abbildung der langen und kurzen Haare in verschiedener Vergrößerung gegeben ist.



Fig. 12.

Conospermum.
Kleine Haare der
Fruchtwand.
Vergr. 300.

b) *Synaphea*.

Die Pflanze ist endemisch in Westaustralien und wächst dort auf trockenem, unfruchtbarem Sandboden oft in geselligen Verbänden.

Die Früchte sind haferkornähnliche Nüsse mit dünnen, kahlem Perikarp, das aus einer äußeren Parenchym- und inneren Steinzellschicht besteht. Die Leitbündel verlaufen im Parenchym. Nach innen zu nehmen die Steinzellen des Endokarps eine abgeplattete, konzentrisch gestreckte Form an (Fig. 13). Das ist bei den meisten Perikarpien so.

3. Proteaceae.

Waren unter den bisher besprochenen Proteaceen nur zwei Gattungen der afrikanischen Flora zugehörig, während alle anderen australisch waren, so kehrt sich das Verhältnis bei der Tribus der Proteaceae um zugunsten Afrikas. Hier ist *Protea* mit ihren nächsten Verwandten

die Beherrscherin des Gebietes. Nicht weniger als neun Gattungen entfallen auf Afrika und nur fünf auf Australien. Merkwürdig ist, daß

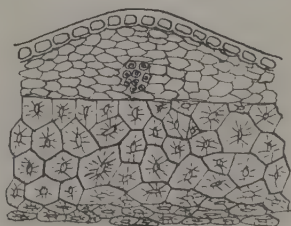


Fig. 13. *Synaphea acutiloba*.
Querschnitt. Ein parenchymatisches Exokarp und ein aus Steinzellen bestehendes Endokarp. Vergr. 53.

das Hauptareal der afrikanischen Proteaceae nur den südwestlichen Zipfel Afrikas einnimmt. Besonders stellt der Tafelberg ein wahres Paradies der Proteaceen dar. Hier hat sich der progressive Endemismus der Formen womöglich noch mehr als in Westaustralien auf ganz eng umgrenzte Areale spezialisiert. Finden wir doch Arten daselbst, die nur an einer einzigen Stelle einer Schlucht, einem Berggipfel oder einer Terasse gefunden werden. Es ist nicht anzunehmen, daß diese Formen Relikte einer zurückgedrängten Vegetation darstellen, vielmehr ist wahrscheinlich, daß sie am Ort ihrer Entstehung stehen bleiben mußten, weil sie infolge ihrer lokalen Spezialisierung die Kraft nicht hatten, die bereits vorhandene Flora ihrer Umgebung zu verdrängen.

Ein Vergleich der klimatischen und edaphischen Faktoren des südwestlichen Kaplandes mit Westaustralien zeigt eine überraschende Ähnlichkeit. Auch hier ist es das südwestliche Küstenland mit seinem terrassenförmigen Aufbau und bandförmig verlaufenden Isohyeten, die, ähnlich wie in Westaustralien, regelrechte Gürtel verschiedener Vegetationen bedingen. Die klimatischen Bedingungen sind überraschend ähnlich. Nicht minder ähnlich die geologische Beschaffenheit des Areals: Auf einem Sockel archaischer Granite, Gneise und Konglomerate lagert der Verwitterungsschutt dieser Grundfeste und überzieht Hunderte von qkm mit lockeren, kargen Sandböden. Hier bot sich nun für die Proteaceen mit ihrer schier unübertreffbaren Anspruchslosigkeit einerseits und ihrer plastischen Gestaltungs- und Anpassungsfähigkeit andererseits ein Feld konkurrenzloser Kraftentfaltung. Seit altersher sind die Formen dort heimisch; und wenn irgendwo auf der Erde ursprüngliche Verhältnisse seit Jahrtausenden konstant geblieben sind, so sind es die genannten Verbreitungsgebiete der Proteaceen, Westaustralien und Kapland. Hier konnte sich die Natur in ihrer ganzen Gestaltungskraft ungehindert auswirken und hat Gebiete von Endemismen geschaffen, wie sie nirgends mehr so reich und rein zu finden sind.

Die kapländischen Proteaceen bilden meist Sträucher von ericoidem Habitus. Nur *Leucadendron*, der Silberbaum, erreicht eine mittlere Baumhöhe und liefert mit seinem festen Holz ein gesuchtes Material für Wagenarbeiten.

Ich gehe nun an die Besprechung der einzelnen Gattungen der Proteaceae, wobei ich aus rein praktischen Gründen von der Reihenfolge der „natürlichen Pflanzenfamilien“ abweiche und zuerst die afrikanischen Vertreter dieser Tribus zusammenfasse.

a) *Serruria* und *Nivenia*.

Beide Genera sind sich im äußern Habitus und noch mehr im Bau ihrer Früchte ähnlich. Diese sind erbsengroße, äußerst harte Nüsse. Im reifen Zustand ist die Nuß mit einer strohgelben abschälbaren Schicht bedeckt. Was übrig bleibt, ist das schwarze, steinharte und spröde Endokarp. Die Schicht, die nur aus einer Reihe langer Palissaden besteht, ist mit das Interessanteste, was die Anatomie der Proteaceen bietet. Lange Zeit versuchte ich mit wenig Erfolg, Schnitte durch diese Schicht zu machen. Das Material war so spröde, daß jedesmal nur ein Grus von überdies fast undurchsichtig schwarzen Zellen zumVorschein

kam. Dazu war das Messer schon nach einigen Schnitten unbrauchbar geworden. Die Schneide bog sich wie Draht. Ich suchte nun im Herbar nach jüngeren Stadien der Früchte und ließ mir auch von Berlin einige *Nivenia* und *Serruria*-Arten mit halbreifen Früchten schicken. Das brüchige, schwarze Endokarp bot

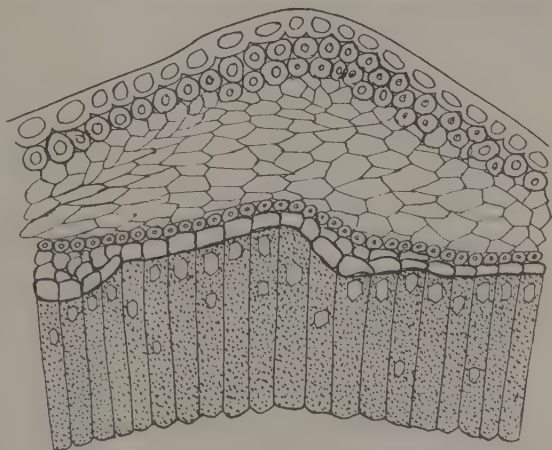


Fig. 14. *Serruria flagellare*. Querschnitt. Das Endokarp zeigt die merkwürdigen Palissadenzellen, deren jede wenigstens einen großen Kristall enthält. Vergr. 177.

jetzt ein überraschend schönes Bild (Fig. 14). Es bestand aus langen, bräunlichen Palisaden, die wie Basaltsäulen nebeneinander lagen. Sie zeigen kein Zellumen oder nur Reste davon: meist ist ein großer Kristall an der äußeren Basis der Zelle vorhanden, bei manchen Arten in so schöner Gleichmäßigkeit, daß die Zellen wie mit einer Perlenschnur verziert aussehen. Die säulenartigen, massiven Zellen zeigen eine eigentümliche Sprenkelung, die ich mir lange nicht erklären konnte. Schwarzbarth in seiner erwähnten Dissertation hat diese Zellen auch gesehen und zwar meist in den Samenschalen anderer Proteaceen. Er hat der Zellschicht den Namen „ruminierte Schicht“ gegeben und denkt sich die Sprenkelung entstanden durch äußerst zahlreiche, feine verästelte Tüpfelkanäle. Ich untersuchte nun

viele Schnitte verschiedener Spezies von *Serruria*, *Nivenia*, *Lencadendron*, *Spatalla* etc., die Schwarzbarth nicht untersucht hat und gelangte allmählich zu einer anderen Auffassung der „ruminierten Schicht“. Besonders günstige Stadien von *Serruria* und *Nivenia*-Arten zeigten, daß der Inhalt der massiven Säulenzellen mit winzigen Kriställchen ganz gespickt war. Nicht weniger als 30 im Querschnitt einer Zelle konnte ich bei Immersion zählen und der Längsschnitt zeigte deren weit über 100 Stück. Sie sind in einer Grundmasse wie in einem plastischen Ton eingebettet; dadurch nun, daß an den Schnittflächen viele Kriställchen herausfallen oder im Wasser abgeschwemmt werden, kommt in der Grundmasse das löchrige zernagte Aussehen zustande, die Schwarzbarth auf die Benennung: „ruminiert“ brachte. Die Membran ist, wie man das besonders schön auf Querschnitten

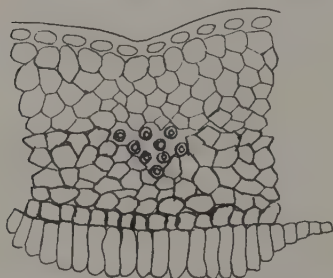


Fig. 15. *Serruria acrocarpa*. Querschnitt. Jugendstadium. Beginn der Palisadenbildung. Vergr. 53.

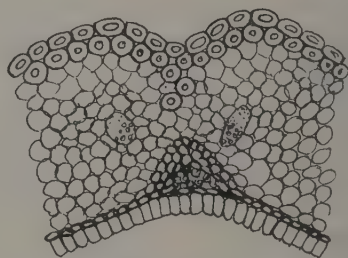


Fig. 16. *Serruria* sp. Querschnitt. Palisadenschicht geschlossen. Stark pigmentierte Zellen an der Basis des Palisadenringes. Vergr. 53.

durch die Palisaden sehen kann, sehr dünn. Sie bildet gleichsam einen langgestreckten Sack für den kristallinischen Inhalt. Zellen dieser Art scheinen nur bei den Proteaceen vorzukommen.

Ich will nun auf die Entwicklungsgeschichte dieser fraglichen Palisadenschicht eingehen. Dabei will ich nicht unerwähnt lassen, daß sich das Suchen nach günstigen Stadien der Entwicklung hier ziemlich mühsam gestaltet. Ursprünglich zeigt sich in dem Parenchymgewebe der jungen Frucht keine Andeutung an die später das Bild beherrschende Palisadenschicht. Alle Zellen sind \pm gleichartig mit unbestimmter Orientierung in der Lagerung. Dieser Zustand bleibt sehr lange erhalten, fast bis die Frucht zu ihrer normalen Größe herangewachsen ist. Dann beginnt, wie mir ein Schnitt durch *Serruria Acrocarpa* zeigte. (Fig. 15), die Palisadenschicht sich zu bilden, also nicht etwa durch Streckung bereits vorhandener Zellen. Unter dem Hauptgefäßbündel

der Mittelrippe des Fruchtblattes beginnt die Bildung. Während dieser Zeit fällt aber ein doppeltes im Gewebe des Perikarps auf: Zunächst entwickelt sich eine Lage stark pigmentierter Zellen, die von den Leitbündeln ausgehend einen konzentrischen Ring im Endokarp bilden. Es sieht so aus, als sei die Bildung der Palissadenzellen an diese Pigmentschicht gebunden (Fig. 16). Sie scheint ihre Mutterschicht zu sein, die aus dem Leitbündel Bildungsstoffe bezieht, die besonders stark konzentrierte Lösungen enthalten, wie es bei Xerophyten und Wüstenpflanzen die Regel ist. Damit hängt offenbar die andere auffallende Erscheinung im Parenchymgewebe zusammen: Das ist das starke Auftreten von Kristalldrüsen. Fast jede Zelle trägt einen oder mehrere solcher Kristallkonglomerate (Fig. 17).

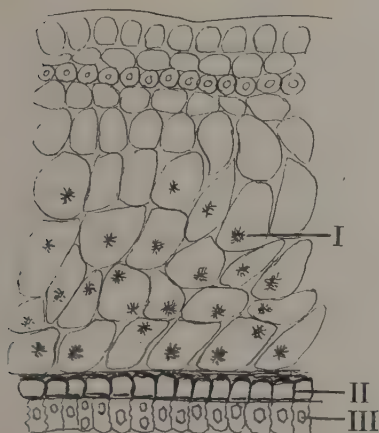


Fig. 17. *Serruria* sp. Querschnitt.
I. Kristalldrüsen. II. pigmentierte Mutter-
schicht der Palisadenzellen. III. junge
Palisaden mit großen Kristallen.
Vergr. 103.

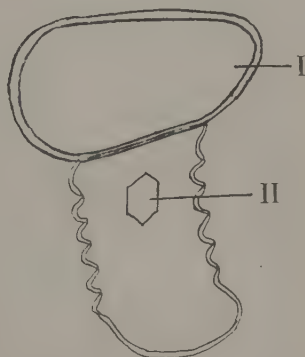


Fig. 18. *Serruria* sp.
Eine junge Palisadenzelle mit ihrer
Basiszelle I. In der Palisadenzelle
ein großer Kristall.
Vergr. 600.

Den genaueren Bau der entstehenden Palisadenzelle stellt Fig. 18 dar. Es ist eine Zelle aus Fig. 17 bei stärkerer Vergrößerung. Die Zellenwand ist sehr dünn, an den Längsseiten harmonikaartig gefältelt. In der Zelle liegt wenigstens ein großer Kristall. Im übrigen fand ich die Zelle leer.

Auch die später den Innenraum ausfüllenden kleinen Kristallkörnchen waren in diesem Stadium nicht zu sehen. Es wäre natürlich sehr erwünscht, auch noch ein Übergangsstadium von dem soeben beschriebenen zu dem fertigen zu sehen. Ich fand es aber nicht. Doch genügt das Angeführte, um den Entwicklungsgang zu verstehen.

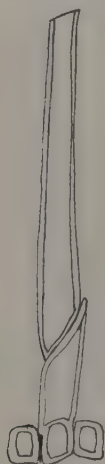
Die chemische Zusammensetzung der großen Kristalle ist die des Kalziumoxalats. Die Kristallform ist monoklin tetragonal mit meist beiderseits zugespitzten Enden (Fig. 18).

Ich fahre nun in der Besprechung der afrikanischen Vertreter dieser Tribus fort. Die Gattung *Aulax* bildet das gleiche Perikarp, wie die bereits besprochene *Nivenia* und *Serruria*. Unter der mit starker Außenschicht verfestigten Epidermis liegen mehrere Reihen zerdrückter Parenchymzellen. Dann folgt ein Ring von Sklereidenfasern, darauf die Pigmentschicht und die Palisaden. So verhält sich auch *Spatalla*, nur fehlt hier der Sklereidenring.

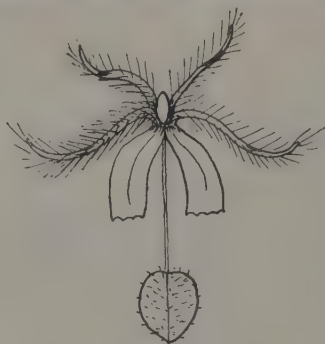
Eine neue Gruppe afrikanischer Proteaceen wird gebildet durch die baumförmigen

b) *Leucadendron*- und *Leucospermum*-Arten.

Sie bewohnen in besonderer Schönheit den Tafelberg in Kapland. „Silberbaum“ wird *Leucadendron argenteum* genannt, weil seine, Blätter einen silberweißen Glanz haben, den ihnen die sehr langen dichten, weißen Trichome verleihen (Fig. 19). Sie bestehen aus der Epidermisbasalzelle, einer langen Stielzelle und der seitlich schief ansitzenden Endzelle. Nach



19



20

Fig. 19. *Leucadendron argenteum*. Ein Haar der Blattoberfläche. Vergr. 53.

Fig. 20. Frucht von *Leucadendron argenteum*. $\frac{2}{3}$ natürl. Größe. Die vertrockneten Perianthblätter bilden einen scheinbaren Flugapparat.

der Schilderung Marloth's in seiner „Flora of Southern Afrika“ machen die Haare hyproskopische Bewegungen: bei trockenem Wetter liegen sie den Blättern ganz dicht an und bilden so einen kräftigen Schutz gegen die starke Insolation; bei feuchter Luft richten sie sich auf und gewähren ihr freien Zutritt zu den Stomata.

Der Silberbaum ist der einzige Vertreter der Proteaceen, der diözisch ist; sonst sind alle Proteaceen hermaphrodit.

Die Blütenstände des Silberbaumes sind Zapfen, gebildet von den Tragblättern der Einzelblüten. Die Tragblätter verholzen später zu breiten Schuppen. Der reife Zapfen hat die Größe des

Zapfens einer Zirbelkiefer. Am Achselgrund der Schuppen, tief geborgen, liegen die Früchte. Es sind Nüsse von herzförmiger etwas plattgedrückter Gestalt, 1,2 cm Länge und 0,8 cm Breite.

Leucadendron argenteum (Fig. 20) fällt durch seinen Flugapparat an den Früchten auf. Diesen bilden die 4 vertrockneten Perianthblätter. Sie sind unten an der Basis, wo sie die junge Frucht umhüllen, breit und dünn. Über der Frucht verzünden sie sich zu schmalen, langen Zipfeln, die starke Behaarung zeigen. An der Verzündungsstelle bleiben die Perianthblätter verwachsen, wogegen sie an der breiten Basis auseinanderreißen und wagerecht abstehen. Die Perianthhülle rutscht darum den Griffel hinauf; dort hindert die dicke, verholzte Narbe den Apparat am Wegfliegen. So bleibt er dort wie ein Fallschirm hängen. Es sieht offenbar wie eine recht teleologische Flugeinrichtung aus, ist es aber meines Erachtens nicht. Denn die Frucht ist so schwer und die Perianthblättchen so zart lamellös, daß ich mir nicht denken kann, wie sie die Frucht in Schwebe halten könnten. Wenn es eine Flugeinrichtung ist, dann ist sie für die Verbreitung der Frucht ziemlich erfolglos.

Der anatomische Bau des Perikarps bietet nichts Neues; er ist dem von *Nivenia* und *Serruria* gleich. Das Ektokarp wird von der Epidermis und einigen Parenchymschichten gebildet. Alles andere ist die schwarze, harte Palisadenschicht, die hier besonders lange Zellen bildet.

Wir verlassen hiermit die Erörterung der Palisadenschicht und wenden uns zu der folgenden Gattung:

c) *Protea*.

Sie bewohnt ausschließlich Südafrika und hat den Familiennamen Proteaceen gegeben. Es ist eine ungemein artenreiche, zum Teil durch prachtvolle Blütenstände ausgezeichnete Gattung. Ihre Früchte sind schlank gekrümmte Nüsse, die in einem wahren Pelz von dichten, langen Haaren von dunkler oder gelber Farbe stecken, was zweifelsohne einen sehr wirksamen Schutz gegen das Vertrocknen darstellt (Fig. 21). Im Perikarp sind es vornehmlich Steinzellen, die das Festigungselement bei dieser Gruppe bilden. Nur am Phloem- und Xylemteil ist eine Kappe von Sklerenchymfasern vorhanden, bei *Protea cynaroides* eine solche auch am innersten Endokarp, wo die Fasern einen ganz verbogenen Verlauf nehmen. Sonst ist also das Perikarp ähnlich wie bei *Konospermum*, einfach ein versteinertes Parenchym (Fig. 22).

Die australischen Vertreter der Tribus Proteae sind: *Isopogon*, *Petrophila*, *Adenanthos* und *Stirlingia*. Letztere ist



21

Fig. 21. *Protea amplexicaulis*. Frucht mit langen, gelben Haaren. Vergr. 3.



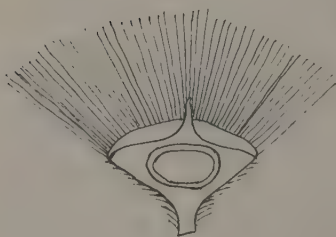
22

Fig. 22. *Protea speciosa*. Querschnitt. Versteinertes Parenchym. Die Sklerenchymfaserkappen sind in der Zeichnung nicht ausgeführt, nur ihre Umrisse gezeichnet. Vergr. 53.

endemisch in Südwestaustralien; sie wächst hier gesellig auf Kies und Sand und ist in ihrem Kompositen ähnlichen Habitus eine charakteristische Erscheinung. Die Früchte, einsamige Nüsschen (Fig. 23), sind von der Form und Größe des schon besprochenen *Konospermum*; nur sind sie zottiger an den Seiten behaart. Das Perikarp (Fig. 24) besteht aus der dünnen äußeren Parenchym-schicht und der dicken Stein-zellenschicht. Die Haare haben den gleichen gelenkartigen Bau wie bei *Konospermum*.

Adenanthos

ist auf den trockenen Teilen der Südküste Westaustraliens mit etwa 30 Arten eine häufige Erscheinung. Baumartige Dimensionen erreicht *Adenanthos sericea* auf den Dünenformationen des Südens. Sie liefert in ihrer Coniferentracht und der düsteren Färbung ihres Laubes ein auffallendes Objekt in der Szenerie des Strandes. Die kleinen Nüsse sind seidig behaart. Auch das Innere der Fruchthöhle zeigt im oberen Teil dieselbe Behaarung (Fig. 25). Die Mittelschicht des



23

Fig. 23. *Stirlingia latifolia*. Frucht im Längsschnitt mit zottigem Haarkranz. Vergr. 3.



24

Fig. 24. *Stirlingia latifolia*. Längsschnitt durch die Fruchtwand; mit Gelenkhaaren besetzt. Vergr. 53.

Perikarps besteht aus Steinzellen, die äußere und innere aus Parenchym.

Petrophila.

Diese Gattung sowie ihre nahe Verwandte *Isopogon*, deren Verbreitung und Lebensart sie teilt, ist auf zwei disjunkten Arealen vertreten: in Ostaustralien und Westaustralien; in der *Eremaea* fehlt sie ganz. Es sind bis 1 m hohe Sträucher, die mit Vorliebe auf den eisenhaltigen Konglomeratböden wachsen, die sich stellenweise auf dem Granitsockel des Landes weithin erstrecken. Dort bedecken sie in gedrängter Individuenfülle ganze Strecken und verraten durch ihre rosaroten und gelben Blüten sowie durch ihren angenehmen Duft

von weitem ihren Standort. Die Fruchtstände sind holzige Zapfen, die aus den verholzten Brakteen gebildet werden. Die

Nüsse sind stark behaart (Fig. 26).

Wie ein Querschnitt durch *Petrophila*-

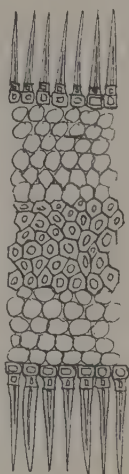


Fig. 25. *Adenanthos sericea*. Querschnitt durch den oberen Teil der Fruchtschale. Vergr. 53.



26

Fig. 26. *Petrophila pulchella*. Zottig behaarte Frucht. Vergr. 2.



27

Fig. 27. *Petrophila pulchella*. Querschnitt des Perikarps, das nur aus Steinzellen besteht. Vergr. 177.

pulchella zeigt, ist das Perikarp dünn und nur aus Steinzellen gebaut (Fig. 27).

Hiermit wäre die erste Hälfte der Proteaceen abgeschlossen, die Gruppe der Schließfrüchtigen = Nucamentaceae.

II. Follikulares (Grevilloideae).

Diese Gruppe ist charakterisiert durch paarweise in den Achseln der Tragblätter sitzende Blüten und durch die aufspringenden Früchte, die entweder Balgfrüchte oder Hülsen sind. Engler unterscheidet Balgfrüchte und Kapseln.

Überhaupt sind sich die Autoren nicht einig in der Definition der Kapsel. So betrachtet das Lehrbuch von Straßburger auch die Hülse und Balgfrucht nur als Spezialfälle der Kapsel. Damit wird aber der Begriff Kapselfrucht ein so vager, daß er alle Trockenfrüchte, die keine Schließfrüchte sind, einschließt, ganz einerlei, ob sie aus einem oder mehreren Karpellen bestehen. Es scheint mir doch im

Interesse der Klassifikation der Früchte ratsam zu sein, den Begriff Kapsel auf die mehrkarpelligen Trockenfrüchte zu beschränken. Bei den einkarpelligen ergibt sich dann von selbst die Einteilung in Balgfrüchte, die nur an der Bauchnaht sich öffnen, und in Hülsen, die auch an der Mittelrippe aufspringen. Bei dieser Auffassung wären die Früchte von *Hakea* und *Xylomelum*, die bis auf den Stiel auseinander klaffen, offenbar Hülsen, da sie, wie alle Proteaceen, nur ein Fruchtblatt besitzen. Diese Ansicht vertritt auch v. Managetta im Handbuch für Naturwissenschaften in dem Kapitel „Früchte“. Seine sonstigen, dort niedergelegten Versuche einer neuen Klassifikation sind aber wenig geeignet, Klarheit und Übersicht in die Einteilung der Früchte zu bringen.

Drei Tribus werden bei den Folliculares der Proteaceen unterschieden: *Grevilleeae*, *Embothrieae* und *Banksieae*. Ich nehme aus praktischen Gründen die *Embothrieae* zuerst und lasse ihnen folgen die *Grevilleeae* und als letzte Gruppe die *Banksieae*.

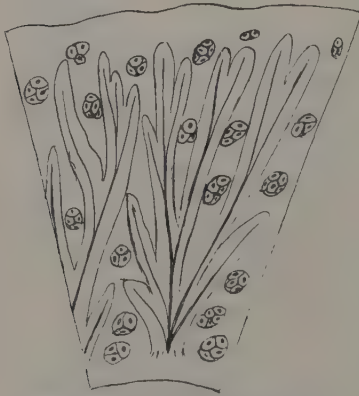


Fig. 28. *Cardwellia sublimis*. Querschnitt durch die Fruchtschale. Von dem innen gelegenen Leitbündelmantel strahlen zur Peripherie die Auszweigungen der Leitbündel. Im Parenchym sind Nester von Steinzellen eingestreut. Vergr. nur 9.

1. *Embothrieae*.

a) *Cardwellia* (vgl. Fig. 28).

Diese Gattung repräsentiert stattliche Bäume in den regenreichen Wäldern von Queensland. Die holzige Balgfrucht hat die Größe eines Apfels und enthält zahlreiche geflügelte Samen. Die Fruchtschale ist nach dem Typ des kapländischen *Brabeium*, das anfangs besprochen wurde, gebaut; die mächtigen Leitbündel bilden zu innerst einen holzfasrigen Mantel, von dem radial die verzweigten Seitenäste ausstrahlen. Sie sind von mächtigen Sklereidenbündeln umhüllt (Fig. 29). Die Zwischenräume sind ausgefüllt mit bröckeligem, braungefärbtem Parenchym, worin Nester von Steinzellen eingestreut liegen (Fig. 28). Die Fruchtwand ist weniger sklerotisiert als bei den anderen Proteaceen. Das hängt offenbar mit dem feuchten Standort zusammen. Da sind weder physiologische noch biologische Gründe für eine feste holzige Struktur des Perikarps gegeben. Dieselbe Beobachtung können wir

auch bei den zwei folgenden Gattungen machen: *Stenocarpus* und *Embothrium*. Auch sie sind keine Xerophyten, sondern bewohnen regenreiche Wälder. Darum sind auch ihre Perikarprien sehr wenig sklerotisch und von mehr zäher, lederiger Beschaffenheit. Starke Holzbildung wird bekanntermaßen bedingt und verursacht durch intensive Insolation, besonders wenn dazu noch die Dürftigkeit und Trockenheit des Substrats hinzukommt, wie wir es an der dornig starren *Macchia*, den Skrubs Australiens und den kleinasiatischen Dorndickichten sehen.

b) *Stenocarpus*.

Auch *Stenocarpus* bewohnt die Waldgebiete Ostaustraliens. Die länglichen Balgfrüchte besitzen zahlreiche geflügelte Samen. Im Perikarp können drei differente Schichten unterschieden werden: Die Mitte nehmen ein die dicht nebeneinander stehenden Ge-



Fig. 30. *Stenocarpus salignus*.
Perikarp-Querschnitt bei schwacher Vergr. (53).
Den größten Raum nehmen die Sklereidenkappen
um die Leitbündel ein.

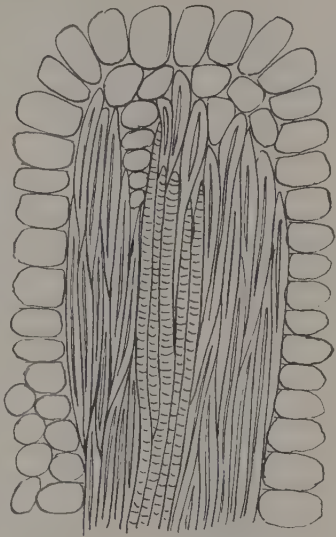


Fig. 29. *Cardwellia sublimis*.
Querschnitt.

Ein peripherischer Zweig des Leitbündels, stärker vergrößert (= 177).
Ein mächtiges Sklereidenbündel
umhüllt die Gefäßbündel.

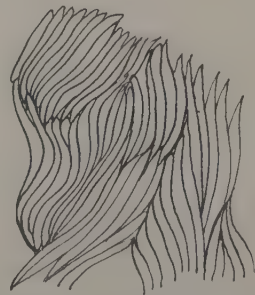


Fig. 31. *Stenocarpus salignus*.
Innerste
Faserschicht des Perikarps.
Vergr. 53.

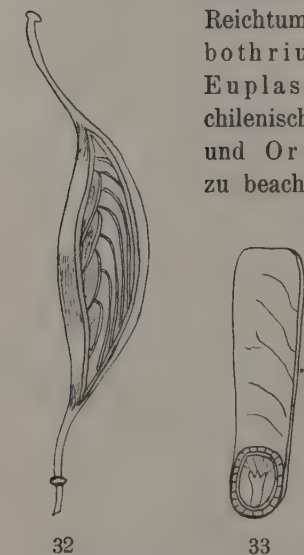
fäßbündel, die mit ihren mächtigen Sklerenchymkappen am Xylem und Phloem die Hauptfestigung der lederigen Fruchtschale bilden (Fig. 30). Im Exokarp, das parenchymatisch ist, liegen zahlreiche Nester von Steinzellen. Ähnlich ist auch das Endokarp gebaut; nur tritt hier noch zu innerst eine mehrschichtige Faserschicht hinzu, deren Zellen einen viel verflochtenen Verlauf zeigen, wie aus dem Tangentialschnitt ersichtlich ist (Fig. 31).

c) **Embothrium** (vgl. Fig. 32 u. 33).

Mit dieser Gattung lernen wir den ersten Vertreter südamerikanischer Proteaceen kennen. Südamerika kann sich nicht im entferntesten messen mit Australien und Kapland im Reichtum an Proteaceen. Es sind außer *Embothrium* dort vorhanden: *Rupala* mit 40 Arten, *Euplasia* mit 15, *Panopsis* mit 8, ferner in den chilenischen Anden besonders *Guevina*, *Lomatia* und *Orites*. Immerhin gehören einige Gattungen zu beachtenswerten Faktoren der Vegetation. Das

gilt z. B. von *Embothrium coccineum*, das mit seiner Fülle leuchtend roter Blüten in den Kordilleren Chiles einen reizvollen Anblick gewährt, zumal es oft dichtere Bestände bildet.

Embothrium hat Balgfrüchte mit zahlreichen Samen, die langgeflügelt sind (Fig. 32). Das Perikarp ist von lederiger Konsistenz. Drei Schichten heben sich im Querschnittsbild deutlich voneinander ab (Fig. 34). In der Mitte sind fensterartig eingelassen die Gefäßbündel. Diese zeigen sekundäres Dickenwachstum. Zwischen dem Faszikular-Kambium und den Gefäßprimanen ist eine mächtige Lage Sklerenchymfasern. Die Räume zwischen den Leitbündeln sind ausgefüllt von radial-



Embothrium grandiflorum.

Fig. 32. Balgfrucht. Natürliche Größe.

Fig. 33. Same, lang geflügelt. Vergr. 2.

gestreckten Sklerenchymfasern, die offenbar durch gleitendes Wachstum der ursprünglichen Parenchymzellen entstanden sind. Ein Interfaszikular-Kambium ist nicht vorhanden.

Das Ektokarp ist parenchymatisch und mit zahlreichen Einzelsteinzellen von Ophiuren-Gestalt verfestigt. Das Endokarp ist

einfach parenchymatisch und sehr dick. In der Fig. 34 ist es nur zur Hälfte gezeichnet.

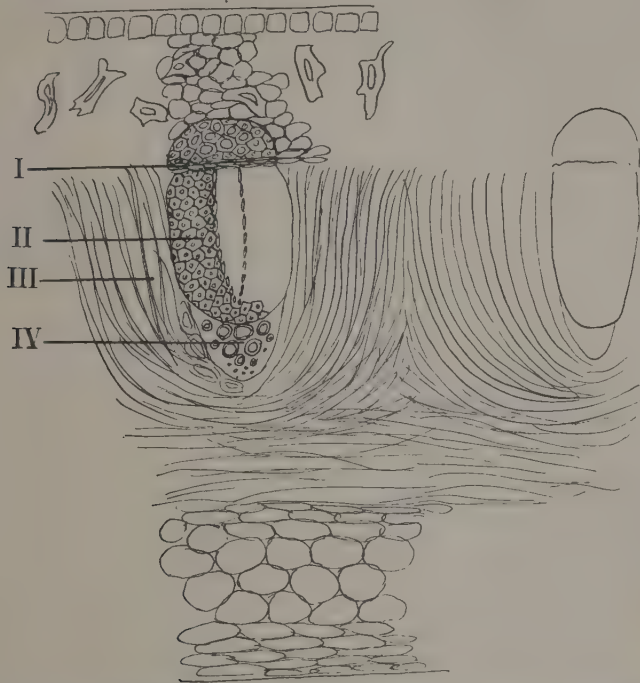


Fig. 34. *Embotrium coccineum*. Querschnitt durch das Perikarp.
I. Faszikular-Kambium. II. Sklereidenbündel. III. radial gestreckte Fasern.
IV. Gefäßprimanen. Vergr. 53.

d) *Lomatia*.

Auch *Lomatia* ist eine Bewohnerin Chiles. Sie ist hier mit drei Arten vertreten. Aber sonderbar ist, daß sechs weitere Arten in einem riesig weit disjunkten Gebiet, nämlich in Ostaustralien vorkommen. Ähnlich verhält sich *Embotrium* und *Roupala*; auch sie haben einige Arten in Ostaustralien außer Südamerika. Dies ist um so merkwürdiger, als keine amerikanische Proteaceen-Gattung in Westaustralien vorkommt. *Lomatia* bildet ähnliche Früchte wie *Embotrium*: Balgfrüchte mit zahlreichem langgeflügelter Samen. Im Bau des Perikarps weicht sie vom



Fig. 35. *Lomatia silaifolia*.
Vergr. 24. Querschnitt.

Embothrium ab. Nur zwei Schichten sind vorhanden. In der äußeren liegen die einfachen Leitbündel. Zwischen ihnen fehlt die charakteristische Faserschicht von Embothrium (Fig. 35). Das Endokarp ist gebaut aus konzentrisch gestreckten Parenchymzellen, die nach innen durch eine Lage längsverlaufener Fasern abgeschlossen werden.

2. Grevilleace.

Diese Tribus ist die größte. Hierher gehören die am meisten typischen Proteaceen. Sie sind mit einer ungeheuren Formenmanigfaltigkeit und Arten-Individuenfülle im Westen und Osten Australiens verbreitet. Nicht weniger als zehn

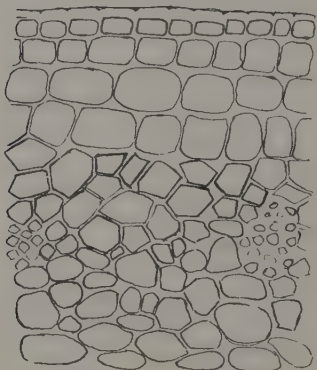


Fig. 36. I. Stadium.

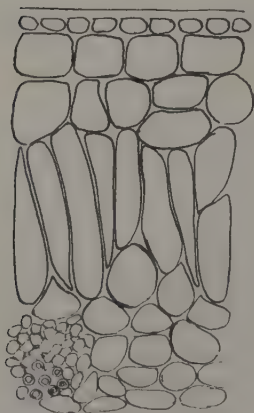


Fig. 37. II. Stadium.

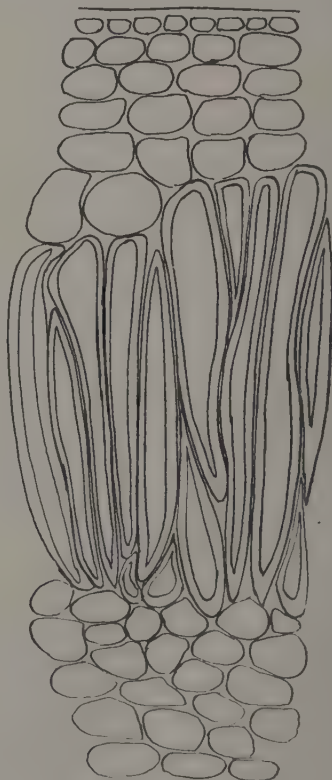


Fig. 38. III. Stadium.

Grevillea rosmarinifolia.

Vergr. bei allen drei Figuren gleich (177). Deutlich sind die Stadien des primären Dickenwachstums zu verfolgen.

Gattungen beherrschen dort das Areal; vier Gattungen kommen in Südamerika, aber keine in Afrika vor. Der Fruchtknoten schließt zwei Samenanlagen ein, von denen eine bei den nußfrüchtigen Gattungen verkümmert.

a) *Grevillea*.

Es gibt keine Formation in Westaustralien, in der diese polymorphe Gattung nicht vertreten wäre; in den feuchtesten und extrem trockensten hat sie ihre Vertreter. Die meisten, nämlich 98 Arten, leben in Westaustralien, 65 weitere Arten im übrigen Australien.

Die Grevilleen besitzen Balgfrüchte mit je zwei Samen, die meist geflügelt sind.

Da in unseren Gärten mehrere Grevilleen reichlich zur Blüte kommen, war es leicht die schrittweise Entwicklung des Perikarps zu verfolgen. Fig. 36, 37 und 38 zeigen die wichtigsten Stufen der Entwicklung von *Grevillea rosmarinifolia*. In Fig. 36 ist das ganze Perikarp dargestellt, in Fig. 37 nur der wichtigste Teil zwischen Epidermis und Leitbündelring. Es ist überall dieselbe Vergrößerung gewählt und alle Zellen mit dem Zeichenapparat von Zeiss gezeichnet. In Fig. 37 beginnt das primäre Dickenwachstum: Die Zellen zwischen Epidermis und Leitbündeln haben schon eine bedeutende Streckung in radialer Richtung erfahren. Schon jetzt ist das Perikarp auf die doppelte Dicke angewachsen. In Fig. 38 ist das Streckungswachstum beendet. Die betreffenden Zellen sind etwa 4—6mal so lang geworden, als sie ursprünglich waren. Zugleich beginnt eine starke Verholzung der gestreckten Zellen. Das ist das Bild, wie es fast alte Grevilleen im fertigen Zustand bieten. Es hat sich über dem Gefäßbündelring ein palisadenartiges, kräftig verdicktes und verholztes Gewebe zu einem fast geschlossenen Ring entwickelt. Alles übrige ist Parenchym. Nur bei *Grevillea Sternbergeana* und *Xilii* fand ich keine Palisaden, dafür \pm isodiametrische Steinzellen. Bei einigen Grevilleen fand ich sonderbare Trichome. *Grevillea alpina* hat Gabelhaare mit zwei Enden. Bei *Grevillea Drummondii* und *Banksii* traf ich 5zellige, keulige, plasmareiche Haare (Fig. 39).

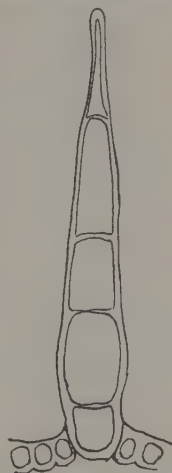


Fig. 39.

Ein fünfzelliges Haar von *Grevillea Drummondii*. Vergr. 67.

b) *Hakea*.

Eine besonders reiche Ausbeute an wichtigen anatomischen Befunden hat mir diese Gattung gewährt, und zwar habe ich hauptsäch-

lich dem Umstand die Resultate zu verdanken, daß in unserem Garten die Hakeen fruktifizierten, so daß ich mit lebendem Material arbeiten konnte, was bei manchen Fragen unerlässlich ist.

Das Areal, das *Hakea* bewohnt, ist ganz Australien. Von den



Fig. 40. *Hakea suaveolens*. Reife Frucht mit klaffendem Perikarp. Innen der geflügelte Samen sichtbar. Natürliche Größe.

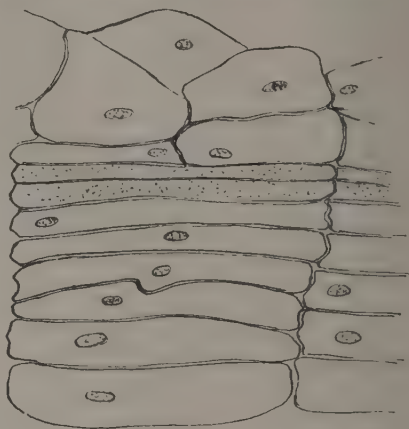


Fig. 42. *Hakea suaveolens*. Eine Partie aus Fig. 41 stärker vergrößert = 177. Deutliche Kambiumzellen.

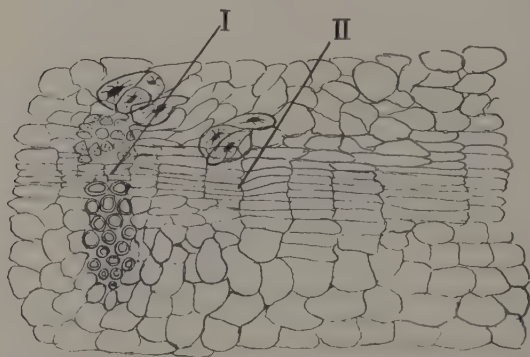


Fig. 41. *Hakea suaveolens*. Jugendstadium. Querschnitt. I. Faszikular-Kambium. II. Interfaszikular-Kambium. Vergr. 53.

rund 100 Spezies besitzt Westaustralien 75. Sie ist psammophil und kommt auch in der *Eremaea* vor, erreicht aber den Höhepunkt ihrer Entwicklung im Distrikt Stirling, Warren und Darling. Sie bewohnt dort die Eisenkiesböden und zeigt in ihrer vegetativen Ausstattung, besonders der Blattausbildung,

eine unerschöpfliche Mannigfaltigkeit. Alle Stufen vom ungeteilten flachen Blatt bis zu den kompliziertesten Spreitenteilungen sind vertreten. Dementsprechend sind auch die Früchte sehr verschieden. Allen aber ist gemeinsam eine stark holzige Struktur des Perikarps: meist sind wulstige und köckerartige Auftreibungen mit schwarzen Pusteln vorhanden (Fig. 40). Die Früchte sind Hülsen mit je zwei

schwarzen geflügelten Samen, die große Ähnlichkeit mit Koniferensamen haben.

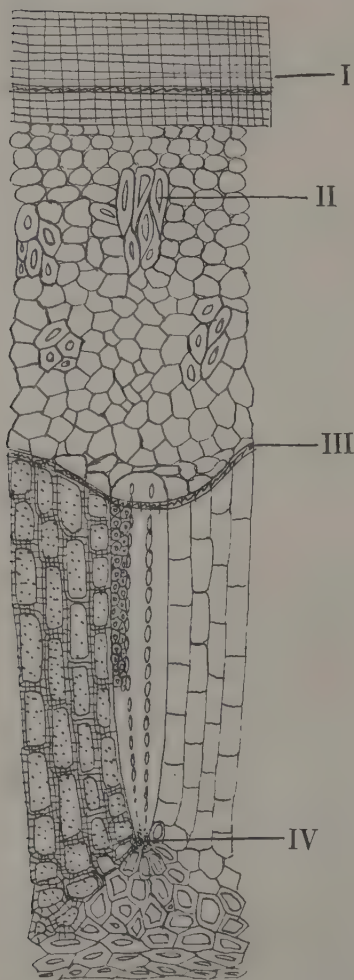
Die Entwicklung des Perikarps konnte ich an zwei Arten, die in unserem Garten fruktifizierten, verfolgen: *Hakea microcarpa* und *suaveolens*. Besonders letztere erwies sich als dankbares Objekt anatomischer Studien. Die jungen Stadien der Früchte zeigen nur primäres Wachstum der Fruchtschalen. In der Mitte der dicken Fruchtwand liegt der Leitbündelring. Zwischen ihm und der Epidermis sind schon in diesem Stadium zahlreiche Steinzellennester eingestreut; sie zeigen radiale Streckung.

Das nächst ältere Stadium brachte eine große Überraschung, nämlich ein typisches sekundäres Dickenwachstum mit Faszikular- und Interfaszikular-Kambium in einer Deutlichkeit, wie man es sich nur wünschen kann. Ich habe in Fig. 41 eine Partie dargestellt und in Fig. 42 daneben aus demselben Schnitt das Interfaszikular-Kambium, stärker vergrößert, mit dem Prisma gezeichnet. Alle Zellen waren plasmareich und mit Kern versehen. Der in Fig. 43 dargestellte Längsschnitt durch das Kambium vervollständigt das Bild.

Die nun folgenden Stadien bis zur Reife zeigen eine enorme Zunahme des sekundären Holzes, das vom Interfaszikular-Kambium gebildet wird. Die Zellen behalten eine große Regelmäßigkeit ihrer Radialreihen bei und deuten so auf ihre gemeinsamen Initialen im Kambium hin (Fig. 44). Im Leitbündel bildet das Kambium mächtige Reihen von Libriformfasern. An ihrem basalen Ende sind Xilemprimanen sichtbar. Die Grenze zwischen sekundärem Holz und sekundärer Rinde ist bei reifen Früchten sehr scharf (Fig. 45).

Bei halbreifen Früchten setzt außer dem sekundären Dickenwachstum noch ein anderer Wachstumsprozeß ein: Es entsteht ein zweites Meristem unter der Epidermis, ein Phellogen, das schnell einen dicken Peridermpanzer bildet (Fig. 44). Natürlich wird die bisher grüne Farbe des Perikarps gelblich, die bis zur Reife allmählich bräunlich wird. Die Frucht ist aber in diesem Stadium, wie ich noch später zeigen werde, noch lange nicht reif, mag sie auch schon ein ganzes Jahr am Baum gehangen haben. Der dicke Korkmantel hindert wohl die Transpiration der Fruchtschale, ist aber für das darunter noch wachsende Gewebe ein zu hermetischer Abschluß. Darum die pulverigen Flecke an den *Hakea*-Früchten (Fig. 40), die große Ähnlichkeit mit Sporenlagern von Pilzen haben, die aber nichts anderes sind als Lentizellen. Fig. 46 zeigt uns ihren typischen Bau, wie wir ihn etwa auch bei *Sambucus* finden.

Nun will ich noch in Kürze auf den Öffnungsmechanismus der *Hakea*-Früchte eingehen. An der Bauchnaht macht sich schon sehr früh eine keilförmige Gewebepartie bemerkbar, die etwa aus acht Nestern besteht. Rings um jedes Nest sind gelbbraune Gerbstoffzellen gelagert. Im Nest beginnen die Zellen schon früh zu verholzen und ballen sich später zu pulverigen Massen zu-



44

Fig. 44. *Hakea suaveolens*. Schematischer Querschnitt durch die Fruchtschale. I. Korkschicht mit Phellogen. II. Steinzellennester in der II. Rinde. III. = Kambiumring. IV. Xylemprimanen.

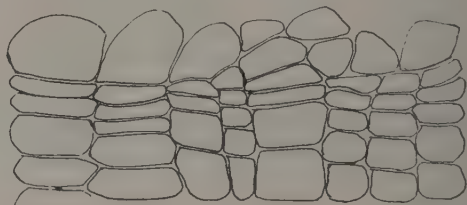
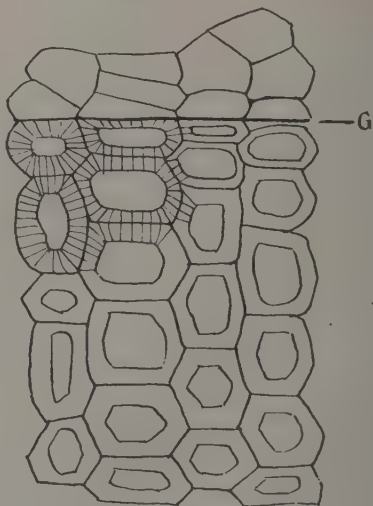


Fig. 43. *Hakea suaveolens*.
Tangentialschnitt durch die Kambium-Zone.
Vergr. 177.



45

Fig. 45. *Hakea suaveolens*. Reif. G Grenze zwischen sekundärer Rinde und II. Holz. Vergr. 177.

samem. Unterdessen hat sich, von innen beginnend, eine Grenze des Klappenrandes durch mehrere Lagen Sklerenchymzellen gebildet. So ist an der Bauchnaht die spätere Dehiscenzstelle schon früh vorgebildet. Ein Aufreißen an der Bauchnaht hat somit keine Kraftaufwendung mehr nötig. Wie sind die Verhältnisse an der Mittelrippe? Auch hier ist eine Trennungsschicht vorgebildet, aber nicht durch Zerfall von Zellkomplexen wie an der Bauchnaht, sondern durch die Lagerung der Zellen. Hier haben an der Dehiscenzstelle die Zellen eine Streckung in der Aufreißrichtung. Rechts und links jedoch schließen sich daran die Zellen fast genau im rechten Winkel an. Die Zellen verholzen alle stark. Beim Trockenwerden der reifen Frucht verkürzen sich die Zellen; so entsteht ein beiderseits rechtwinkelig gerichteter Zug auf die Mittelrippe, wodurch das Gewebe an der Dehiscenzstelle passiv auseinander gerissen wird. Wann dies erfolgt vgl. später.

In Fig. 47 habe ich die Bildung eines Steinzellennestes, wie sie bei den Proteaceen so häufig sind, dargestellt. Man sieht die ursprünglich isolat. Parenchymzellen sich strecken, aneinander vorbeigleiten und die benachbarten Zellen zu einer kreisförmigen Umrahmung schieben.

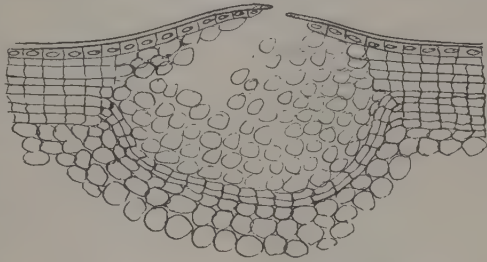


Fig. 46. Lentizelle von *Hakea suaveolens*.
Vergr. 53.

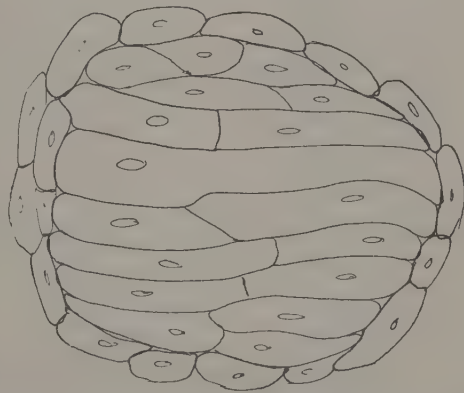


Fig. 47. Bildung eines Steinzellennestes im Exokarp von *Hakea suaveolens*. Vergr. 177.

c) *Xylomelum* (vgl. Fig. 48).

„Wood-pears“ (Holzbirnen) werden die Früchte in ihrer Heimat Australien genannt. Sie haben die Größe einer mittleren Tafelbirne,

sind ganz fasrig-holzig und beherbergen nur zwei lang geflügelte Samen von ähnlichem Bau wie die *Hakea*-Samen, nur entsprechend größer. Diese Gattung ist nur in Australien heimisch und bewohnt zwei weit disjunkte Areale: Die Ostküste und mit zwei Arten Westaustralien. *Xylomelum occidentale*, von dem ich die Frucht untersucht habe, ist ein Baum des westlichen Vorlandes. *Xylomelum* hat das dickste Perikarp, das ich bei *Proteaceen* fand, es ist 2—3 cm dick, wogegen der Same nur einige Millimeter Dicke erreicht. In der Jugend ist die Frucht mit gelbbraunen Filzhaaren bedeckt, später glatt-holzig.

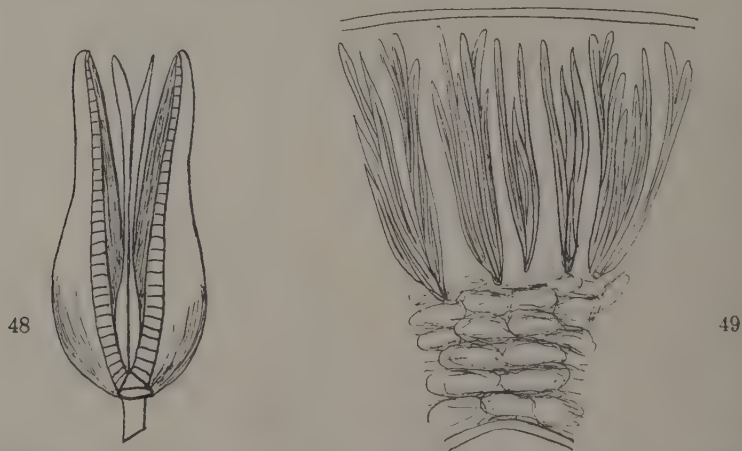


Fig. 48. *Xylomelum occidentale*. Verkleinert. Reife, klaffende Frucht mit den beiden lang geflügelten Samen.

Fig. 49. *Xylomelum occidentale*. Querschnitt. Vergr. 5.

Der Bau des Perikarps bietet trotz seiner Dicke nichts besonderes: er ist ähnlich dem von *Brabeium*. Zwei deutliche Gewebepartien sind vorhanden: Die innere aus Parenchym und die äußere aus radial verlaufenden Sklereidenfaserzügen bestehend (Fig. 49). Ein Tangentialschnitt trifft diese Faserbündel quer und zeigt, wie auch bei *Brabeium*, die zerdrückten Gefäße in der Mitte. Zwischen den Faserzügen ist ein braunes, gerbstoffhaltiges Füllmaterial von Parenchym, das noch zahlreiche Zellteilungen aufweist. Auch die merkwürdig regelmäßigen Reihen, in denen diese Zellen übereinander liegen, lassen auf ein nachträgliches Wachstum schließen. Ich bin aber über das Dickenwachstum hier nicht klar geworden, da mir nur ein Jugendstadium zugänglich war und dieses den Bau nicht aufklärte. Die Frucht ist eine Hülse.

d) *Helicia* (vgl. Fig. 50).

Sie wächst im Osten Australiens und liefert Nüsse von Quittengröße. Den größten Raum nimmt der Same ein mit den großen Cotyledonen, die ähnlich denen der Walnuß zwei tiefgefurchte Oberflächen haben.

Unter der dicken Epidermis lagert eine mächtige Schicht von Kork (Fig. 51a, vgl. Kraus). Darunter folgen stark verholzte große Parenchymzellen mit Nestern von Steinzellen oder Sklereiden. Das Endokarp zeigt schwammige, zerschlitzte Zellen.

e) *Macadamia* (vgl. Fig. 52).

Auch diese Proteacee hat in Ostaustralien ihr Verbreitungsgebiet. Die Früchte sind kugelige Nüsse, so groß wie eine Haselnuß. Das Perikarp zeigt ledrige Beschaffenheit und reißt bei der Reife un-

bestimmt und unregelmäßig auseinander, meist an einer Seite,

auch an zwei und drei Stellen. Es ist ein Zerreißen, kein Öffnen. Hier ist der Typus von

Helicia und *Brabeium* im Bau der Fruchtschale besonders deutlich (Fig. 53); an der

Grenze zum Endokarp liegen die zahlreichen Gefäßbündel, die sich in viele Radialäste verzweigen. Auch hier

umhüllen mächtige Faserschichten die zerdrückten Gefäße, wie sich das deutlich, besonders im Tangentialschnitt, zeigt. Die Ausfüllung zwischen diesen

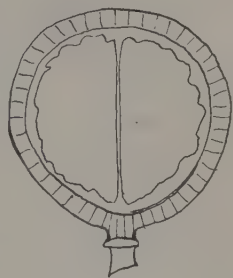
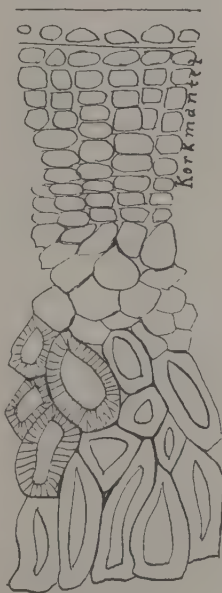
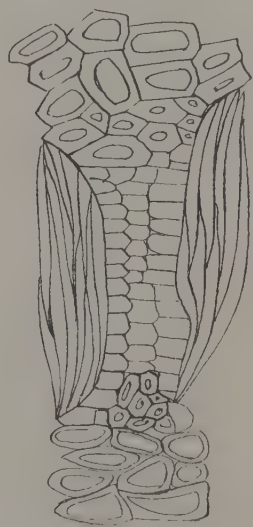


Fig. 50.
Helicia. $\frac{2}{3}$ natürl. Größe.



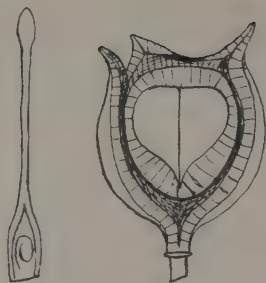
51a



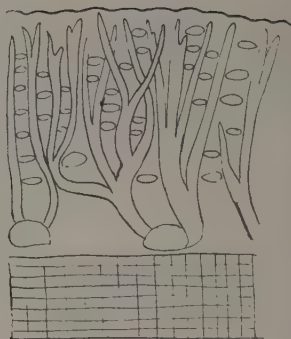
51b

Fig. 51a. *Helicia*. Querschnitt. Unter der Epidermis ein Korkmantel. Darunter Parenchym und Steinzellen. Vergr. 177.

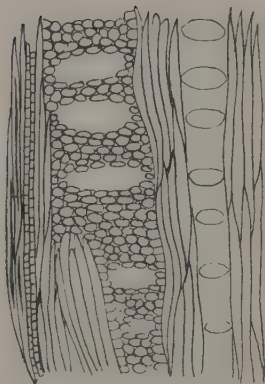
Fig. 51b. Fortsetzung des Querschnittes von 51a, zeigt die Region der radial verlaufenden Sklereidenbündel. Dazwischen Füllparenchym. Vergr. 53.



52



53



54

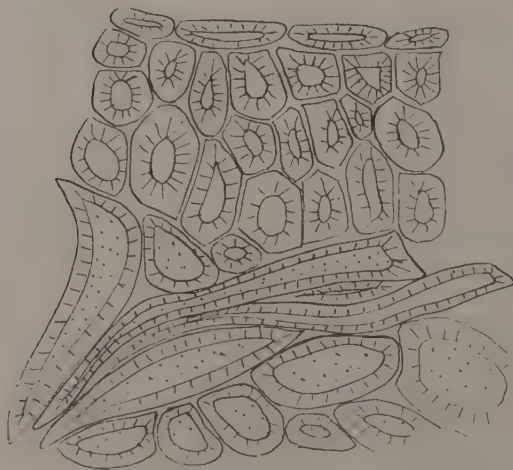
Fig. 52. *Macadamia ternifolia*. $\frac{2}{3}$ natürl. Größe. Das Perikarp unregelmäßig aufgesprungen. Der Längsschnitt durch den großen Samen zeigt die sehr dicke Samenschale.

Fig. 53. *Macadamia ternifolia*. Schematischer Querschnitt durch das Perikarp. Vergr. 9.

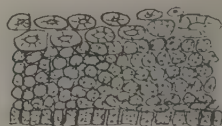
Fig. 54. *Macadamia ternifolia*. Vergrößertes Detailbild aus Fig. 53. Vergr. 53.

Fig. 55. *Macadamia ternifolia*. Bau der Samenschale. Vergr. 177.

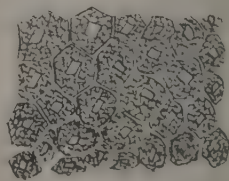
Fig. 56a und b. Innerste Schicht der Testa von *Macadamia* mit den Kristallzellen. a) Vergr. 53. b) Vergr. 177.



55



56a



56b

baumartig verzweigten Gefäßsträngen besorgen dunkelbraune Gerbstoffzellen, die ziemlich regelmäßig verteilte Schleimgänge lysigener Art einschließen (Fig. 54).

Von *Macadamia* habe ich auch die holzige, sehr dicke Testa untersucht. Sie besteht ganz aus Steinzellen (Fig. 55), und, was hier besonders Erwähnung verdient, einer mehrschichtigen Lage von den Kristallzellen, die hier nicht palisadenförmig, sondern \pm isodiametrisch gebaut sind. An der Homologie mit jenen ist nicht zu zweifeln (Fig. 56a u. b).

f) *Hicksbeachia*.

Auch diese australische Gattung liefert Nüsse von der soeben bei *Mac-*

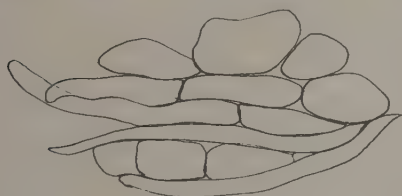


Fig. 58. *Hicksbeachia pinnatifolia*. Streckung der Parenchymzellen zu Faserzellen in der Umgebung der Leitbündel. Vergr. 177.

damia geschilderten Beschaffenheit. Die Fruchtschale ist bröckelig, die einzigen Festigungselemente sind die Radialfaserzüge mit den Gefäßen in ihrer Mitte (Fig. 57). Hier konnte ich deutlich den Ursprung der Verzweigung aus dem Leitbündel verfolgen. Auch die allmähliche Streckung der Parenchymzellen zu Faserzellen, die in der Nähe der Leitbündel erfolgt, habe ich feststellen können (Fig. 58). Die Fruchtschale ist lockerer als sonst. *Hicksbeachia* ist kein Xerophyt.

g) *Guevina*.

Sie liefert die „Chilenischen Nüsse“. Die mächtigen Faserschichten im Xylemteil der Leitbündel zeigen sekundäres Dickenwachstum. Die aus den Bündeln entspringenden Fasern steifen das lockere Exokarp aus (Fig. 59).

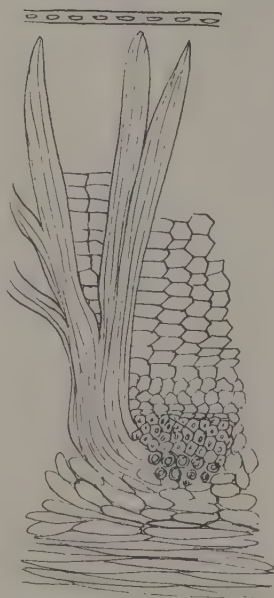


Fig. 57.

Hicksbeachia pinnatifolia.
Querschnitt. Vergr. 53.

3. Banksieae.

Nur zwei Gattungen gehören zu dieser für die australische Flora am meisten typische Tribus: *Banksia* und *Dryandra*. *Banksia* hat zapfenförmige Fruchtsstände ohne Involokrum, *Dryandra* dagegen nur köpfchenförmige mit Involokrum. Die Früchte sind bei beiden gleich gebaut. Diese weichen von allen Proteaceen dadurch ab, daß sie eine holzige Scheidewand zwischen den zwei Samen entwickeln (Fig. 60). Sie ent-

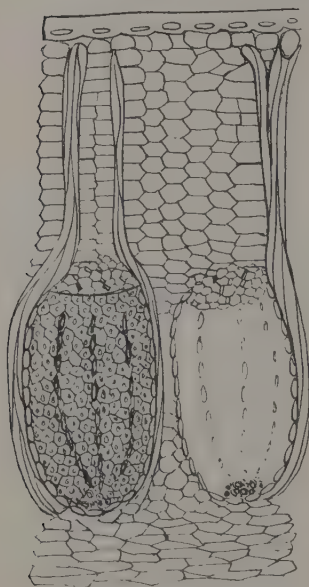


Fig. 59. *Guevinia avellana*.
Querschnitt durch das Peri-
karp. Vergr. 53.



Fig. 60. *Banksia Menziesii*. Eine Einzelfrucht aus dem großen Fruchtzapfen. Vgl. fotogr. Tafel. Perikarp in 2 Klappen aufgesprungen. An jeder Klappe ein geflügelter Same. In der Mitte die holzige Scheidewand.

steht durch Verwachsung der äußeren Intguemente der nebeneinander liegenden Samen. An der Basis ist die Scheidewand am dicksten und trägt beiderseits eine dellenartige Vertiefung ganz von der Form und Größe des darin eingesenkten Samens. Der Same ist geflügelt, genau der Ausdehnung der Scheidewand entsprechend.

a) *Banksia* (Tafel I).

Auch *Banksia* bietet in ihrer Verbreitung ein Beispiel von Areal-disjunktion. Der Osten und Westen Australiens, wo sie vorkommt, ist durch die Eremaea über 9 Längengrade getrennt: In Westaustralien ist *Banksia* mit 37 Arten, im Osten mit 28 Arten vertreten und am schönsten entwickelt in den küstennahen Gebieten mit Buschvegetation. Die meisten *Banksien* sind Xerophyten. Doch gibt es auch baumartige Vertreter, die hygrophil sind und sich darum in den lehmigen Alluvionen mancher Täler angesiedelt haben, z. B.: *B. littoralis* und *verticillata*. Im Waldgebiet ist *B. grandis* ein prächtiger Baum, der

ziemlich viel Bodenfeuchtigkeit beansprucht. Am Swan River ist besonders *B. Menziesii* üppig entwickelt und bildet mit *B. attenuata* ganze Bestände. Von *B. Menziesii* waren mir auch Entwicklungsstadien zugänglich. Hier muß ich auf eine zufällig entdeckte Unklarheit in Warburgs: Pflanzenwelt, Bd. I., S. 504 hinweisen. Ich las dort bei der kurzen Notiz über *Banksia* die Stelle: „*Banksia*, von denen namentlich die eigentümliche *B. integrifolia* . . . sowie die tief gezähntblättrige *B. serrata* im Winter von der Riviera massenhaft als Schnittblumen eingeführt werden.“ Da ich hoffte, auf diese Weise leicht in den Besitz von ausgiebigem Entwicklungsmaterial zu gelangen, schrieb ich an Prof. Penzig in Genua in dieser Angelegenheit. Groß war aber meine Überraschung, als Prof. Penzig antwortete:

„Ich begreife nicht, wie Warburg dazu kommt, *Banksia serrata* und *integrifolia* als allgemein in den Gärten der Riviera kultiviert zu zitieren und gar zu sagen, daß sie massenhaft als Schnittblumen verkauft werden. Das ist ja reiner Unsinn, wie Sie aus der Natur der steifen Infloreszenzen selbst schließen können. Ich lebe seit 40 Jahren an der Riviera; habe die betreffenden *Banksien* jedoch nur in unseren botanischen Gärten und in wenigen Gärten an der Côte d'azur (La Mortola, Monte Carlo, Nizza) gesehen. An Verkauf von Schnittblumen ist gar nicht zu denken.“

Da Prof. Penzig jedenfalls die Riviera gut kennt, muß man die Stelle bei Warburg wohl zu den Irrtümern zählen, obwohl andererseits die Genauigkeit in der Angabe frappieren muß. Die Blütenstände der *Banksien* sind Zapfen und stehen terminal an den Zweigen in einer Blattmanschette. Die Blütenzapfen sind sehr ansehnlich und ganz mit Blüten bedeckt. Je ein Paar der Blüten steht in der Achsel eines Tragblattes. Rechts und links vom Tragblatt ist je ein Vorblatt, zu je einer Blüte gehörig. Sowohl Deckblatt als auch Vorblätter bleiben am Zapfen und verholzen. Sie bilden ein fest zusammengefaßtes Mosaik. Die Blütenachse und die Basis der Deck- und Vorblätter sind mit sehr dichten, braunen Haaren bewachsen. Einen Querschnitt durch einen jungen Blütenstand zeigt Fig. 61. Nach erfolgter Befruchtung durch Insekten (*Banksia* ist wie die meisten Proteaceen entomophil) beginnt der Zapfen intensiv in die Dicke zu wachsen. Von den sehr zahlreichen Blüten gelangen nur verhältnismäßig sehr wenige zur Fruchtentwicklung (Fig. 62 u. 63).

Während nun die Früchte in den Zapfen ihre Lage, wo der Fruchtknoten inseriert war, beibehalten, tun das die Deck- und Vorblätter nicht (Fig. 63). Es beginnt vielmehr ein sehr intensives sekundäres

Dickenwachstum der Fruchtspindel unterhalb der Deck- und Vorblätter, also überall dort, wo keine Frucht sitzt. Ein Querschnitt durch den wachsenden Fruchtzapfen (Fig. 64) bietet ein interessantes Bild.



Fig. 61. *Banksia Menziesii*. Querschnitt durch die Blütenachse. $\frac{2}{3}$ natürl. Größe. In der Achsel jedes Tragblattes stehen 2 Blüten; hier nicht sichtbar.

Fig. 62. *Banksia Menziesii*. $\frac{2}{3}$ natürl. Größe. Nach der Befruchtung. I. Drei junge Früchte. II. Kambiumring.

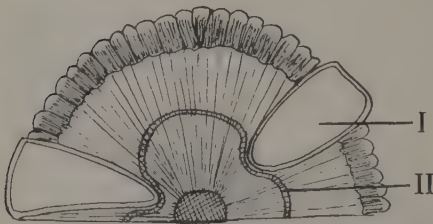
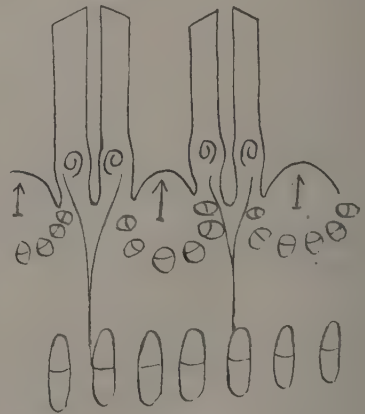


Fig. 63. *Banksia Menziesii*. $\frac{2}{3}$ natürl. Größe. Halber Querschnitt durch einen reifen Fruchtzapfen. I. Einzelfrucht. II. Kambiumring.

Fig. 64. *Banksia Menziesii*. Querschnitt durch einen Zapfen kurz nach der Blüte. Schwach vergrößert. Unten die großen Leitbündel des Zentralzylinders. Ein gegabelter Leitbündelstrang versorgt die beiden Samenanlagen. Unter den Tragblättern der Ring kleinerer Leitbündel, die das II. Dickenwachstum besorgen und die Schuppen in der Richtung der Pfeile vor sich schieben.

Ein Ring von großen Leitbündeln umschließt das Mark der Spindel, wie es auch beim Stengelquerschnitt ist. Unter jedem einzelnen Deckblatt bildet sich ein Halbkreis von kleinen Leitbündeln. Ihre Zahl schwankt zwischen 4—10; meist sind sie so dicht nebeneinander, daß sie fast ineinander übergehen, ohne Zwischenräume übrig zu lassen. Das Kambium arbeitet lebhaft und erzeugt mächtige Schichten sekundären Holzes und sekundärer Rinde. Die Folge davon ist, daß diese Stellen dicker



64

werden und die Deckschuppen nach außen vor sich herschieben. Nur unter den Früchten fehlen die zweiten Leitbündel ganz. Die Früchte bleiben an ihrer alten Stelle sitzen und werden versorgt von dem inneren Gefäßbring im Stengel. In dem Maße, als nun der Umfang zunimmt, wachsen auch die zwischen den Schuppen eingekeilten Früchte

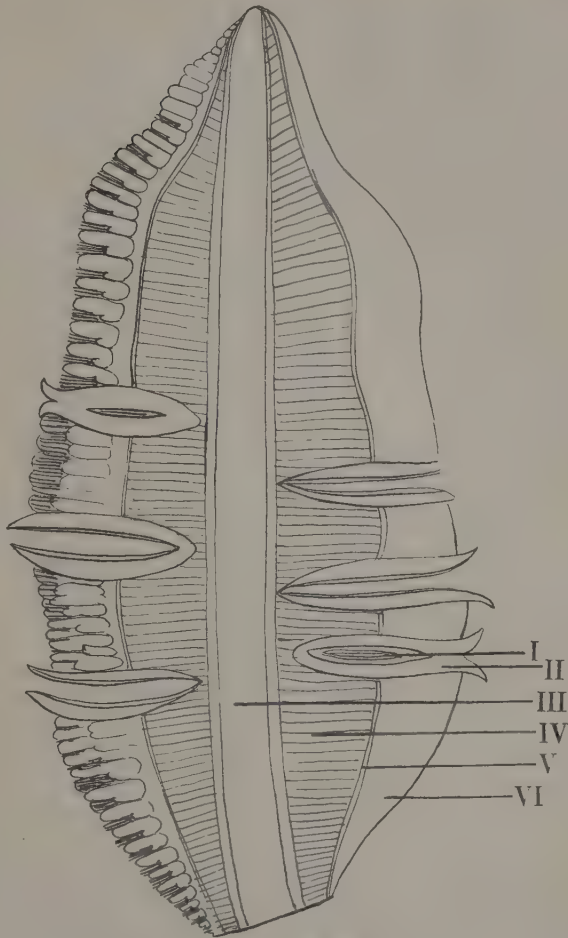
in die Länge, so daß sie meist nur um ein Geringes über ihre Umgebung herausragen. Ein reicher Fruchtzapfen ist jetzt in seinem Längsschnitt und Querschnitt, wie er in Fig. 65 u. 66 von *B. grandis* dargestellt ist, in seinem Bau verständlich: In der Mitte der Zentralzylinder, darüber eine mächtige Schicht II. Holzes, dann die Kam-
biumzone, schon makroskopisch

Fig. 65 und 66.

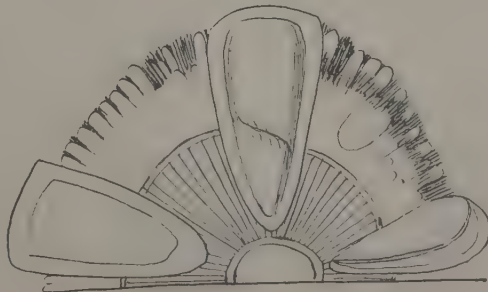
Banksia grandis.

$\frac{2}{3}$ natürl. Größe.
Längs- und Querschnitt durch einen reifen Fruchtzapfen. Der Längsschnitt hat 6 Früchte getroffen

- I. Samen.
- II. Perikarp, das hier nur wenig aus dem verholzten Zapfen herausragt.
- III. Zentralzylinder.
- IV. Sekundäres Holz.
- V. Kambiumring.
- VI. Sekundäre Rinde. Die linke Bildhälfte zeigt den näheren Bau der II. Rinde mit den verholzten Trag- und Vorblättern und den sie dicht umwachsenen Haaren, die braun gefärbt sind.



65. 66



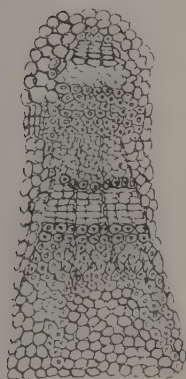
leicht erkennbar, weiter die II. Rinde, die auch bedeutend mächtig ist, und mit der Rinde verwachsen die Schuppen, die ursprünglichen Deckblätter und Vorblätter mit dem Haarpolster, das sie an ihrer Basis dicht umhüllt. Es ist gewiß ein ideal wirksamer Schutz gegen zu starke Verdunstung und Belichtung für den wachsenden Fruchtzapfen damit gegeben. Denn zunächst sind die Schuppen oben stark verholzt und so dicht aneinander gedrängt, daß sie wie verwachsen aussehen. Darunter die dicke Haarschicht, die allein schon einen äußerst wirksamen Schutz gewähren müßte; dann die Schichten von II. Rinde und II. Holzes, die ja die schutzbedürftigen Früchte umwachsen. Bei solchem Sachverhalt ist es nicht wunderlich, daß die Perikarpn jener Banksienarten nur dünn sind, bei denen sie wenig aus dem verholzten Zapfen herausragen. Hier übernimmt ja das ganze umgebende II. Holz die Aufgabe des Perikarps, den Samen zu umhüllen und zu schützen. *B. grandis*, *littoralis*, *Menziesii* sind Muster dafür. Nimmt man dagegen Arten wie *B. aemula* (vgl. Tafel I) zur Hand, da sind Perikarpn von imposanter Dicke entwickelt. Warum? Weil bei ihnen das II. Holz im Wachstum hinter der Frucht weit zurückbleibt und darum die Frucht weit herausragt aus ihrer Umgebung. Hier natürlich müssen die Perikarpn für den ganzen Schutz der Samen aufkommen und tun es auch. Es besteht also eine sehr entsprechende Korrelation zwischen Perikarp und Holzbildung des *Banksia*-Fruchtzapfens und eine rationelle Ökonomie in der Verarbeitung des zum Schutz dienenden Baumaterials.

Es bleibt nur noch wenig zu sagen über den anatomischen Bau der einzelnen Teile. Im Zentralzylinder der Zapfens sind ganz braun gefärbte gerbstoffhaltige Zellen, die bei jungen Exemplaren ganz vollgestopft sind mit Stärkekörnern. Was mir aber besonders auffiel, das sind sonderlich gestaltete Leitbündel, die meist bikollateral sind und deren Bastkappen am Xilemteil oft in zwei oder drei lang auseinander laufende Wurzeln auslaufen. Fig. 67 zeigt ein solches Leitbündel. Ich habe zum Vergleich auch einen Zweig von *Banksia* geschnitten und fand hier in der zweiten Rinde tangential Leitbündel hie und da verstreut (Fig. 68).

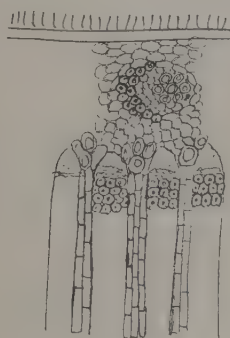
Das Perikarp ist sehr hart und holzig. Das Leitbündel tritt von unten aus dem Zentralzylinder in die Frucht ein und innerviert die Fruchtschale mit so vielen parallelen Strängen, die von Basthülle umgeben sind, daß auf einem Querschnitt durch das Perikarp fast die ganze Dicke von ihnen eingenommen wird (Fig. 69). Nach außen sind diese Sklerenchymnester kleiner und von mehr Parenchym umgeben, in der Mittelregion beherrschen sie jedoch geschlossen den Raum. Das

Endokarp wird aus Steinzellen gebildet, denen sich als innerste Schicht längs verlaufende Sklereiden mit sehr engen Lumen anschließen. Sie sind sehr hart und kleiden als wachsgelbe Schuppen die Fruchthöhle aus und bestehen aus Zellulose, sind nicht verholzt.

Im Bau der Frucht und des Perikarps unterscheidet sich die letzte zu behandelnde Gattung *Dryandra* so gut wie garnicht. Nur sind die Früchte kleiner und das Perikarp bedeutend dünner. Das Exokarp und Endokarp stimmen mit *Banksia* überein. Die dazwischenliegende Partie, die bei *Banksia* die Hauptmasse des Perikarps macht, ist hier nur von wenigen Strängen durchzogen und sehr dünn.



67



68



69

Fig. 67. *Banksia Menziesii*. Ein bikollaterales Leitbündel aus dem Zentralzylinder. Vergr. 53.

Fig. 68. *Banksia Menziesii*. Querschnitt durch einen Stengel; zeigt in der II Rinde ein tangenciales Leitbündel. Vergr. 53.

Fig. 69. *Banksia Menziesii*. Querschnitt durch das Perikarp. Vergr. 9.

Dryandra ist in der Südwestregion Westaustraliens endemisch. Sie ist von allen Endemismen Australiens die progressivste und bildet ein wahres Netzwerk von Polymorphie; es war unmöglich, irgendwelche deutliche Gliederungsprinzipien in die Gattung hineinzubringen. So hat z. B. Drummond 40 Arten von *Dryandra* gesammelt, davon sind nicht weniger als zehn nie wieder gefunden worden. Andererseits fanden Diels und Pritzel auf ihren Reisen sieben neue Arten. Im Stirling-Distrikt allein gibt es 30 Arten und davon sind 28 dort endemisch. Drummond erzählt (Hookers Journ. of Botany,

V, 403) über *Dryandra*: Während eines 7jährigen Aufenthaltes am Swan-River hatte ich nur sieben Arten gefunden. Jetzt (nach seinen Reisen durch die gesamte Südwestregion) kenne ich mehr als 40. Doch über $\frac{1}{3}$ davon sind auf eine einzige Lokalität beschränkt. Die eigentliche Heimat der *Dryandra* ist die Gegend zwischen dem Waldgebiet der Küstenzone und der *Eremaea* zwischen der Regenlinie 30 und 50. Die meisten Spezies leben auf den Konglomeratböden, wo auch sonst zahlreiche *Proteaceen* gedeihen.

Im Anschluß an die bisherigen mehr anatomisch-ökonomischen Ausführungen muß ich noch eine Frage erörtern, das ist die nach der Wachstumsdauer der *Proteaceen*-Früchte. Ich glaube annehmen zu müssen, daß viele Früchte bis zu ihrer Samenausstreung länger als 1 Jahr brauchen. So hat z. B. unsere *Hakea suaveolens* in unseren Gärten im Dezember geblüht; bis in den Sommer hinein waren die Früchte noch grün; im Spätsommer begann die Korkbildung und damit die Gelbfärbung der Früchte. Aber damit war die Reife noch lange nicht da; unter dem Periderm war noch viel grünes, weiches Gewebe. Als die neuen Blüten im folgenden Dezember kamen, waren die Früchte noch nicht ganz verholzt und blieben geschlossen bis jetzt; das sind also 15 Monate nach dem Fruchtansatz. Vermutlich werden sie geschlossen bleiben bis zum Sommer.

Ich schließe das aus einigen Früchten von *H. saligna*, die mir H. Dr. Sand aus Dresden im letzten Sommer brachte; sie sind ganz dunkelgrau, wie reif, aber immer noch geschlossen. Sie waren offenbar schon $1\frac{1}{2}$ Jahr auf dem Baum.

Wenn man die angeführten Beispiele dadurch entkräften zu können glaubt, daß man unser kaltes Klima verantwortlich macht für das langsamere Reifen, so kann ich demgegenüber eine Notiz anführen, die Andrews im Journ. of Proceeding of the Mueller Bot. soc., Perth 1902 in einem Vortrag über *Proteaceen* macht. Ich erhielt diese australische Zeitschrift, die in den Bibliotheken Münchens und Berlins nicht vorhanden ist, aus der Privathibliothek von Professor Diels. Andrews sagt darin in etwas populärer Art: „For the determination of *Hakea*-Species it is often necessary to have the fruits: and nature, with rare forethought for the needs of the botanist, has kindly provided that the fruits of the *Hakea* shall generally hang persistently on, even past the next flowering season, while those of *Grevillea* generally fall early.“ Wann die Früchte aufspringen und ihre geflügelten Samen entlassen, sagt er leider nicht.

Vermutlich werden auch die *Banksia*-Früchte in einem Jahr nicht reif. Wenn man sich unsere Fruchtsammlung anschaut, so sind viele, dem sonstigen Aussehen nach schon ganz reife Früchte noch geschlossen (vgl. fotogr. Tafel).

Daß in Australien solche Erscheinungen sehr langsamer Fruchtreife auch sonst vorkommen, erzählt Ewart in *Annals of Botany* XXX, p. 135 unter dem Titel: „The delayed dehiscence of *Callistemon rigida* R. Br.“ Der Fall ist sehr merkwürdig und beachtenswert. Er sagt: „Die Früchte von *Callistemon rigida* hören beinahe auf zu wachsen im 2. Jahr; der ganze Zuwachs in den nächsten 10 oder sogar 18 Jahr beträgt nicht mehr als 1—2 mm.“

Das Aufreißen der Früchte und Entweichen der Samen verzögert sich gewöhnlich (is normally delayed) 3 oder 4 und mehr Jahre und in einem Falle waren Proben eines 20 Jahre alten Fruchtstandes noch geschlossen. Das Perikarp enthielt noch lebende plasmareiche Zellen, und von den kleinen Samen enthielten einige noch unzweifelhaft lebende Zellen.

Ewart erzählt nun weiter, wie *Callistemon* nur nach Buschfeuern zur Keimung kommt: „Die Buschfeuer versengen gewöhnlich nur die unteren Teile der Stämme und Äste und lassen die oberen Äste \pm unbeschädigt, so daß die lebenden Früchte jetzt aufspringen und ihre zahlreichen Samen zur Keimung auf den so zeitweise zubereiteten Boden fallen lassen können. Darum findet man nach Buschfeuern unter *Callist.*-Sträuchern eine dicke Schicht von Samen, da jeder Strauch durchschnittlich 40—50 Millionen produziert. „Wir haben hier“, sagt Ewart, „eine besondere Einrichtung der Pflanze, die ihre Samen festhält, bis der Boden vorbereitet ist durch Feuer oder große Dürre, oder bis die Zweige oder Bäume getötet (killed) werden durch diese oder jene Ursachen“. Jedenfalls muß man bei den Proteaceen von vornherein ein sehr langsames Wachstum überhaupt vermuten. Wie aus den ökologischen Bemerkungen aus den einzelnen Gattungen hervorgeht, wachsen die meisten von ihnen in äußerst regenarmen Gegenden, auf sandigen oder konglomeratischen Böden. Es sind äußerst karge Baumaterialien, die den einzelnen Pflanzen zur Verfügung stehen. Da ist ein schnelles Emporschießen, wie es Pflanzen tun, die im Überflusse leben, ausgeschlossen. Langsam muß Stein auf Stein gefügt werden; das leichte Fachwerk im Bau, wie es die Pflanzen unserer Breiten haben und haben können, ist für die Proteaceen nicht erlaubt, schon deswegen, weil sie Perioden von Dürre und Entbehrung durchmachen müssen, die einen leicht gebauten Organismus unfehlbar

töten müßten. Darum die starren, holzigen, dornigen, wetterharten Gebilde, die wir bei den Proteaceen antreffen. Trefflich sagt über unser australisches Proteaceen-Gebiet Grisebach in seiner Vegetation der Erde, S. 195: „Die ganze Organisation, die Trockenheit des Gewebes, der zurückgehaltene Saftumtrieb, die spärliche Ansammlung bildungsfähiger Stoffe, alles dies deutet eine Langsamkeit in der vegetativen Entwicklung an, die dem ungewissen Zufluß an Feuchtigkeit entspricht.“ Und an einer anderen Stelle sagt er (S. 196) ebenso bezeichnend: „Die australischen Hölzer im zufälligen Wechsel der Niederschläge, lang andauernder Dürre widerstehend und je nach dem spärlichen oder überflüssigen Maß der Befeuchtung bald zu schwächeren, bald zu lebhafteren Äußerungen ihres Bildungstriebes erwachend, ohne an einen regelmäßig wiederkehrenden Gang der Entwicklung gebunden zu sein.“

In diesem Zusammenhang ist auch die langsame Entwicklung der Früchte verständlich, wie sie bei *Callistemon* geradezu unglaubliche Formen annimmt.

Daß die Proteaceen-Früchte fast durchgehend holzige und harte Perikarprien haben, ist der langsam, aber zähe arbeitenden Lebenskraft entsprechend. Einerseits hat die Pflanze kein anderes Baumaterial für die Früchte zur Verfügung, andererseits kann nur ein festes Gehäuse die junge Frucht hinreichend schützen vor dem dürrten Klima. Ohne diese Anpassung an Standort, Boden und Klima wäre ja die Weiterexistenz an so exponierten Posten nicht möglich.

Aber unbegründet scheint es mir, in den außerordentlich dicken, holzigen Perikarprien der Proteaceen eine besonders deutliche Zweckmäßigkeit zu erblicken. Wenn *Hakea* und *Xylomelum* ihre 1 mm dünnen Samen mit 20 mm dicken Holzschichten schützen, so kann wohl niemand sagen, daß alle 20 mm notwendig seien; mit $\frac{1}{4}$ der Masse wäre der Zweck auch erreicht; ganz abgesehen davon, daß Xerophyten doch sparsam mit dem Baumaterial umgehen sollten. Die Ablagerung von diesen Holzmassen in den Fruchtschalen ist an erster Stelle ein rein physiologischer Vorgang, kein biologisch-teleogischer. Holzbildung erfolgt bei intensiver Belichtung und großer Lufttrockenheit in sommertrockenen Gebieten. Wir haben es primär mit Ablagerungen verbrauchter Assimilate zu tun, die sekundär zum Teil in den Dienst des Schutzes der Samen genommen sind. Daraus erklärt sich ihre unökonomische Dicke.

Daß im übrigen in der ungeheuren Mannigfaltigkeit der Proteaceen-Früchte sich eine Art künstlerischer Formenfülle und Gestaltungsfreudigkeit ausspricht, ist nicht zu verkennen.

Im Bau der Proteaceen-Perikarprien lassen sich nach den obigen Darstellungen acht verschiedene Typen unterscheiden (Fig. 70):

1. Der einfachste Bauplan ist der von *Conospermum*, *Petrophila* und *Protea*. Fig. a. Nur Steinzellen. Obere Reihe links.

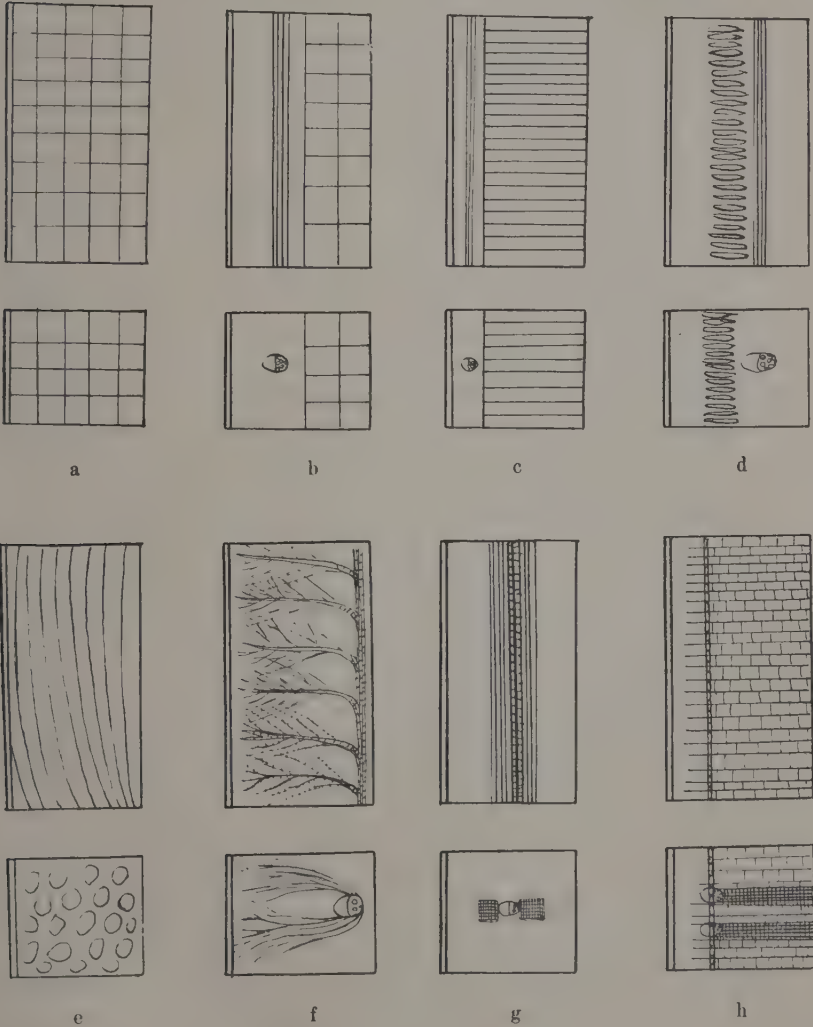


Fig. 70 a—h.

Schematischer Längs- und Querschnitt durch die Perikarprien der Proteaceen. Reihenfolge beginnt oben links. Linker Rand jeder Figur ist die Epidermis.

2. Den zweiten Bauplan zeigen die Steinfrüchte: *Persoonia* und *Cennarhenes*. Fig. b. Endokarp-Steinzellen, Exokarp saftiges Parenchym.
3. Ganz aberrant ist die dritte Gruppe. Fig. c. Endokarp-kristalline Palisaden, Exokarp-Parenchym. Ihm gehören die Afrikaner *Leucadendron*, *Serruria*, *Nivenia*, *Spatalla* usw. an.
4. Die meisten *Grevilleen* zeigen den in Fig. d dargestellten Plan: Im Exokarp allein radial gestreckte Steinzellen-Nester.
5. In Fig. e ist der Bauplan von *Banksia* und *Dryandra* zur Darstellung gebracht: Longitudinal verlaufende Gefäße mit ihrem Sklerenchymfaserbündel.
6. Fig. f. Radiale Verzweigung der im innersten Endokarp verlaufenden Leitbündelstämme. Dazu gehören: *Xylomelum*, *Bra-beium*, *Macadamia* und *Guevina*.
7. Keine Verfestigung zeigen die hygrophilen: *Embothrium* und *Stenocarpus*. Fig. g. Nur die im Mesokarp verlaufende Gefäßbündel tragen dicke Kappen von Sklereidenfasern.
8. Fig. h. Der letzte Typus ist der von *Hakea* mit typischem sekundären Dickenwachstum. Die ausgesprochensten Xerophyten unter den Proteaceen bilden ihr Perikarp nach Typus I, II, III, V und VIII. Proteaceen, deren Früchte große Nüsse sind (Haselnußgröße und darüber) zeigen alle den Bauplan VI; mit kleinen Nüßchen den Typus I und III.

Die Baupläne der Fruchtschalen der Proteaceen sind also überaus mannigfaltig; sie rechtfertigen voll auf den Namen „Proteusgewächse“. Sie zeigen aber auch, daß die alte Schematisierung der trockenen Perikarpn in Epi-, Meso- und Endokarp unhaltbar ist. Wohl läßt sich eine halbwegs deutliche Scheidung in zwei Schichten fast überall vornehmen, die man Exo- und Endokarp nennen kann. Die Grenze wird durch die Leitbündel markiert. Nur 70a und e fügt sich auch diesem Schema nicht.

Zur Biologie von *Schistostega osmundacea*.

Von **E. v. Gaisberg** und **E. Finckh**.

(Mit einer Einleitung von **K. Goebel**¹⁾).

Mit 4 Figuren im Text.

Einleitung.

Schistostega osmundacea ist ohne Zweifel eines der interessantesten Laubmoose. Berühmt ist es ja als „Leuchtmoos“. Aber auch abgesehen von der merkwürdigen Ausbildung des Protonemas, welche das „Leuchten“ bedingt, ist *Schistostega* durch die Gestaltung des Stämmchens und die Art ihres Vorkommens von jeher aufgefallen.

Eine monographische Bearbeitung hat ihr vor einigen Jahren v. d. Dunk gewidmet. Aber trotzdem bleibt an der Pflanze noch vieles aufzuklären. Die Abhandlung der Verfasser behandelt:

- I. Das Vorkommen von *Schistostega osmundacea* im Schwarzwald.
- II. Beobachtungen am Standort.
- III. Versuche.
- IV. Vergleichung der Lichtintensitäten an verschiedenen Standorten.
- V. Die Kultivierung der *Schistostega* im direkten Sonnenlicht.
- VI. Verzweigung der *Schistostega*sprosse.

Der Herausgeber, der sich im Laufe der Jahre selbst vielfach (freilich nur sporadisch) mit dem Leuchtmoos beschäftigt hat, erlaubt sich der Abhandlung eine Einleitung voranzusenden. Diese behandelt:

1. Die Bedingungen für die Bildung des aus kugeligen Zellen bestehenden Protonemas.

Bekanntlich hat *Schistostega* die Fähigkeit, zweierlei verschiedene Chloronemazellen hervorzubringen: einmal langgestreckte, zylindrische, welche der gewöhnlichen Form der Moosprotonemazellen entsprechen und sodann kugelige, durch hefeartige Sprossung sich vermehrende, welche (unter bestimmten Umständen) das „Leuchten“ bedingen.

1) Dessen teilweise schon sehr lange zurückliegenden Beobachtungen von Herrn Dr. Süssenguth nachgeprüft und erweitert wurden.

Tritt diese Verschiedenheit unter allen Umständen auf, ist sie also eine nur durch „innere“ Ursachen bedingte, oder hängt die verschiedene Zellengestalt von verschiedenen äußeren Bedingungen ab? Die Frage scheint bis jetzt nicht aufgeworfen worden zu sein. Nach einer Anzahl von Beobachtungen liegt hier ein ähnliches Verhalten vor wie bei vielen „amphibischen“ Pflanzen, welche Land- und Wasserformen auszubilden imstande sind, oder wie bei den von Livingston¹⁾ untersuchten Algen, die auch, je nach äußeren Bedingungen, entweder zylindrische oder kugelige Zellen bilden.

Wenn man Kugelzellenprotonema in Wasser bringt, wachsen die kugeligen Zellen, statt neue Kugelzellen zu bilden, zu Fäden aus. Die Kugelzellen dagegen bilden sich (unter natürlichen Verhältnissen) nur beim Wachstum an der Luft aus (Fig. 1, II). Plasmolyseversuche mit Rohrzucker ergaben, daß das Kugelprotonema einen etwas höheren osmotischen Wert hat, als das Fadenprotonema (Plasmolyse an ersterem bei 17,5% (schwacher Beginn) bis 20%, an letzterem durchweg schon bei 17,5%). Versuche, Kugelprotonema bei Kultur in Lösungen zu erzielen, ergaben insofern ein positives Ergebnis, als in einer 5%igen Rohrzuckerlösung mit Zusatz einer Spur CuO tonnenförmige Zellen und an einer Stelle reines Kugelprotonema beobachtet wurde. Indes kam es hier nur darauf an, darzulegen, daß das Kugelprotonema die „Luftform“ des *Schistostega*-Chloronemas darstellt, die dann entsteht, wenn das Längenwachstum der Protonemaäste gehemmt wird. Es liegt also keine direkte Anpassung an Standorte mit geminderter Lichtintensität vor. Wenn die Kugelzellen als „Lichtkondensoren“ für die in ihnen liegenden Chloroplasten wirken, so liegt darin eine Ausnützung ihrer Gestalt. Aber die Kugelform ist ebensowenig im Kampf ums Dasein erworben worden wie die *Palmella*form von *Stigeoclonium* oder von *Basidiobolus ranarum*.

2. Die Wasseraufnahme.

Schistostega gehört zu den Moosen, die einen, wenn auch kleinen, „Zentralstrang“ besitzen. Das ist bei einem so winzigen, an meist feuchten Standorten lebendem Moos auffallend. Es dürfte damit im Zusammenhang stehen, daß eine Wasseraufnahme durch die Blätter, wie sie sonst für die Laubmoose die Regel ist, bei *Schistostega* nicht

1) B. E. Livingston, Chemical stimulation of a green alga. Bull. Torrey bot. Club 32 (1905) und: Notes on the physiology of *Stigeoclonium*, Botan. Gazette 39 (1906).

stattfindet. Das aufgenommene Wasser kommt also aus dem Boden und wird im Zentralstrang nach oben geleitet.

Unter Verweisung auf das von den Verf. weiterhin mitgeteilte sei nur Folgendes angeführt. Die Blätter sind schwer benetzbar. Eine Aufnahme von verdünnten Lösungen von Eisenchlorid, Kalisalpeter und Lithiumsalpeter konnte durch die bekannten Reaktionen nicht nachgewiesen werden. *Schistostega* dürfte also bezüglich ihrer Wasseraufnahme sich verhalten wie bewurzelte „höhere“ Pflanzen.

Mit dieser Eigentümlichkeit wird auch das eng begrenzte Wachstum der Stämmchen zusammenhängen. Sowohl die Organe der Wasseraufnahme als der dünne Zentralstrang sind von begrenzter Leistungsfähigkeit — für ein länger andauerndes Wachstum also nicht ausreichend. Tatsächlich hört das Wachstum auch bald auf, die Scheitelzelle stellt ihre Teilungen ein und kann sogar dazu veranlaßt werden, zu einen Protonemafaden auszuwachsen.

3. Die Anordnung der Blätter.

Bekanntlich verdanken wir Leitgeb den Nachweis, daß die Anordnung der Blätter in zwei Längsreihen (wie sie die sterilen *Schistostegasprosse* gewöhnlich zeigen) eine erst nachträglich erfolgende ist. Das Stämmchen besitzt eine dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle, wie auch andere Laubmoose und legt ursprünglich die Blätter in einer Divergenz, die zwischen $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{3}$ liegt (wahrscheinlich aber nicht konstant ist) an. Es ist vielleicht nicht überflüssig, auf den Verschiebungsvorgang kurz einzugehen. Es sei dabei bemerkt, daß man die unmittelbaren räumlichen Verhältnisse sich am besten an einem Modell (wir benutzen solche aus „Plastilin“) veranschaulichen kann. Der Einfachheit halber sei angenommen, die Blätter stünden nach der Divergenz $\frac{1}{3}$.

Wir werden bei der Verschiebung auseinander halten können: einmal die Verschiebung in zwei Reihen (aus drei), und dann die der einzelnen Blätter in die Längsachse des Stämmchens, während sie ursprünglich annähernd quer standen.

Fragen wir uns, wie eine Verschiebung aus dreireihiger in zweireihige Anordnung zustande kommen kann, so lautet die Antwort: dann, wenn jedes Blatt in der Richtung der Blatt„spirale“ um die Hälfte der Divergenz, in diesem Falle also um 60° verschoben wird (Fig. 2 A). Gehen wir aus vom Blatt 1, dem ersten Blatte eines Stämmchens, das nur in die Vertikale verschoben wird, so muß Blatt 2 ihm dann gegenüberüberücken. Die der Stellung $\frac{1}{3}$ entsprechende Lage ist in Fig. 1, I

mit 2, die durch Drehung erreichte mit $2a$ bezeichnet ($120 + 60 = 180^\circ$) Blatt 3 aber wird über Blatt 1 fallen müssen, denn es hat von Blatt $2a$, eine ursprüngliche Divergenz von $120^\circ +$ der Verschiebung um 60° . Blatt 4 fällt über 2 usw. Wir erhalten also 2 Reihen von Blättern, die alle ihre morphologische Oberseite nach der Scheitelzelle hin kehren. Daß diese Drehung um je 60° durch eine Torsion des Stengels hervorgerufen werden kann, ist ohne weiteres klar.

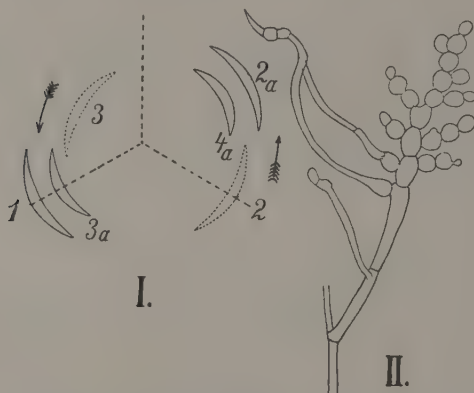


Fig. 1. I Schema für die Blattverschiebung bei Annahme einer Divergenz von $\frac{1}{8}$. Blatt 2 sollte in der Stellung stehen, in der es punktiert ist, wird aber um 60° verschoben, ebenso Blatt 3 usw. II Kugelprotonema, dessen Zellen in Fäden auswachsen.

Fig. 2. (Gez. von Dr. K. Süssenguth.) Veränderung eines Stammsegmentes mit zwei Blattansätzen, Ansatz AB dem Segment selbst, CD einem älteren angrenzenden angehörig.

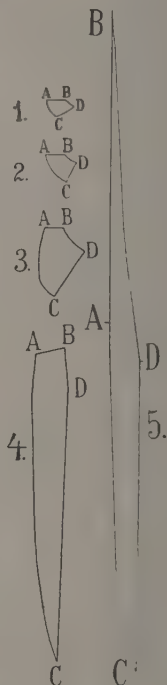


Fig. 2.

Nun wird aber auch jedes Blatt in seiner Insertion verschoben und zwar so, daß der anodische Rand tiefer zu liegen kommt, als der kathodische. Die Blätter der einen Sproßseite kehren ihre morphologische Oberseite, die der anderen ihre morphologische Unterseite dem Beschauer zu, was äußerlich an den nur mit einer Zellschicht bestehenden Blättern nicht hervortritt. Wenn *Schistostega* sich in die N—S-Ebene einstellen würde, wäre sie eine Kompaßpflanze!

Die Verschiebung der Blatinserktion wie die Drehung kommen zustande durch das asymmetrische Wachstum der zur Stämmchenbildung verwendeten Segmente.

Wenn wir das Wachstum der einzelnen Segmente von außen gesehen verfolgen, so ergibt sich etwa Folgendes: Fig. 2, 1 stellt ein

junges Segment von außen gesehen dar. Die Linie AB entspricht der Einfügung eines jungen Blattes. A der anodische, B der kathodische Rand. — Wenn diese Einfügung hier als eine quer zur Sproßachse angenommen ist, so ist das eigentlich nicht ganz richtig: Das Blatt saß schon sehr frühzeitig mit seinem bei A liegenden anodischen Rand etwas tiefer als mit dem bei B liegenden kathodischen. CD entspricht der Einfügung eines älteren Blattes und zwar eines solchen, das auf die andere Seite des Stämmchens fällt, also nicht mit AB in eine Zeile kommt. Das weitere Wachstum erfolgt so, daß (schon im Stadium des embryonalen Wachstums) die Linien AB und CD in die Vertikale verschoben werden. Es wächst zunächst die mit AC bezeichnete Segmentseite stärker als die mit BD bezeichnete, das ist die dem nächst älteren Segmente zugekehrte, in welchem schon eine Aufrichtung des zugehörigen Blattes eingeleitet ist. Dann streckt sich CD bedeutend, während es zugleich eine Vertikalstellung einnimmt. Schließlich verlängert sich BC stark und bringt dadurch AB in Vertikalstellung. Die Teilungen, welche unterdessen stattgefunden haben, sind nicht berücksichtigt.

Die Verschiebung erfolgt also durch das asymmetrische Wachstum des Segmentes, dessen stärkste Volumzunahme schief zur Längsachse des Blattes austritt: würde sie in der Richtung der Längsachse erfolgen, so würden die Blätter die annähernd quere Einfügung dauernd beibehalten. Je schwächer das Wachstum der die Sproßachse aufbauenden Stengelsegmente ist, desto weniger wird sich auch das asymmetrische, die Drehung bedingende Wachstum geltend machen. Tatsächlich zeigen auch die radiär bleibenden Sexualsprosse, daß die Blätter dichter zusammenstehen und das Längenwachstum gehemmt ist. Alle äußeren Faktoren, welche das Wachstum ungünstig beeinflussen, werden also auch eine Verhinderung bzw. Verminderung der Drehung bedingen. So ist es wohl aufzufassen, daß, wie früher gezeigt wurde¹⁾, an bei sehr geminderter Beleuchtung erwachsener Sprosse die Drehung unterbleibt. Wie die Verf. der nachfolgenden Abhandlung zeigen, kann dasselbe auch durch verhältnismäßig starke Lichtintensität bewirkt werden. Die Drehung ist also bedingt durch das asymmetrische Segmentwachstum. Weshalb dieses mit solcher Regelmäßigkeit vor sich geht, daß es nach dem Einrücken der Blätter in die Vertikalstellung die Drehung Halt macht, vermag ich nicht zu sagen. Es ist aber klar, daß durch die Herstellung eines in einer Ebene liegenden Blattfläche bei einseitiger Beleuchtung eine gute Lichtausnutzung ermöglicht wird.

1) Organographie, 2. Aufl., S. 465.

Wenn bilaterale Sprosse bei geänderter Lichteinfallrichtung ihre Stellung nicht verändern, so ist das wohl dadurch bedingt, daß die älteren Teile nicht mehr wachstumsfähig sind. Auch bei den neu entstandenen Teilen derart behandelter Sprosse konnte eine Änderung der Einstellung nicht nachgewiesen werden — wahrscheinlich deshalb, weil die Orientierung schon durch die älteren Sproßteile festgelegt war.

Bei den an dem Protonema neu entstandenen bilateralen Sprossen dagegen fand eine Orientierung senkrecht zur Lichtrichtung statt — allerdings mit zahlreichen Ausnahmen, von denen freilich zu untersuchen wäre, ob sie wirkliche oder nur scheinbare sind.

4. Bekanntlich kommt *Schistostega* nur auf Böden vor, die arm an Kalziumkarbonat sind.

Die Untersuchung des Bodens, auf welchem *Schistostega* bei Höfen wächst (mitgeteilt von Herrn Dr. Finckh-Höfen), ergab kein Ca. Der Boden wurde¹⁾ auf H-Ionen (nach Michaelis geprüft). Die p_H betrug mit γ -Dinitriphenol gemessen etwas mehr als 4,7. Der Boden ist also als stark sauer anzusprechen.

Die Pflanze läßt sich leidlich kultivieren auf Torf. Die Untersuchung von ausgepreßtem Torfwasser ergab $p_H = 4,78$. Die Azidizität stimmte also mit der des Standortbodens in Höfen sehr gut überein. Der Münchener Lehm (stark $CaCO_3$ -haltig) erwies sich ganz unbrauchbar — die Kulturen starben auch hier bald ab. Auch in der Farnschlucht des Gartens ließ sich die Pflanze nicht lange halten, was dem Eindringen von Kalziumkarbonatstaub, Leitungswasser (schwach alkalisch usw.) zuzuschreiben sein wird.

Daß nicht das Kalzium als solches, sondern die alkalische Reaktion der *Schistostega* schädlich ist, ergibt sich daraus, daß das Moos auch in Nährlösung mit viel Kalzium bei saurer Reaktion gut wächst. Schon das schwach alkalische Leitungswasser aber schädigte *Schistostega* stark.

I. Das Vorkommen von *Schistostega* im Schwarzwald.

Schistostega osmundacea kommt im Schwarzwald, wie es scheint, häufiger vor, als man bisher annahm.

Hier soll von drei Standorten, die wir auffanden, berichtet und von einem vierten, schon bekannt gewesenen, einiges angeführt werden.

1. Zwei Standorte bei Höfen a. Enz, Württ. Schwarzwald.
2. Ein Standort bei Neuenbürg a. Enz, Württ. Schwarzwald.
3. Der schon länger bekannte Standort in den sogenannten „Teufelskammern“ bei Herrenalb, Württ. Schwarzwald.

Gemeinsam ist den Standorten die Orientierung nach NO.

1) Von Herrn Dr. Süssenguth.

1. Standort bei Höfen.

Meereshöhe 400 m. Das Moos findet sich hier unter zwei etwa 20 m voneinander entfernten Felsen, wovon namentlich der eine, Standort A genannt, eine sehr üppige *Schistostega*-Vegetation aufweist. Die Breite der Vegetationsdecke beträgt etwa 40 cm, die Länge etwa $1\frac{1}{2}$ m. Die Felsen stehen im gemischten Wald, an ziemlich beschattetem Standort. Zu gewissen Tagesstunden fand eine direkte Besonnung verschiedener Teile der Moosrasen statt. Im Lauf des Sommers trat eine Abschattung der Pflanzen durch Brombeerranken und Farnkräuter ein.

Die Pflanzen zeigen die bekannte Einstellung der Breitseite zum einfallenden Licht. Sie zeigen sich auch hier ageotropisch (vgl. v. d. Dunk, S. 43)¹⁾, sie wachsen in den kleinen Felsspalten im Hintergrund des Standortes nach unten.

Begleitmoos ist *Plagiothecium elegans* var. *nanum*; vor dem Felsen wächst reichlich *Pellia epiphylla*, die auf häufige Feuchtigkeit des Substrates schließen läßt. Die Pflanzen gehen über den Regentrauf nicht hinaus.

Am Standort B

ist die Moosvegetation viel geringer. Es findet sich auch dort reichlich *Pellia epiphylla*.

Die *Schistostega*-Pflanzen werden auch hier vom Regen nicht direkt getroffen.

2. Standort bei Neuenbürg.

Meereshöhe 320 m. Hier wächst *Schistostega* unter einer Böschung, die an einem Sandabhang dadurch gebildet wird, daß sein oberer Teil durch Gras, Wurzelwerk und Erde etwas überdacht wird. Am freien unteren Teil des Hanges wächst *Schistostega* nicht oder doch nur ganz vereinzelt, wohl aber findet es sich rechts davon ebenfalls am unteren freien Teil des Hanges, wo es dem Regen ausgesetzt ist. Da diesem Teil des Hanges aber die der linken Seite entsprechende Böschung fehlt, so ist anzunehmen, daß diese hier abgerutscht ist und dabei die Pflänzchen, die unter ihr wuchsen, zum Teil mitgerissen hat. Es fragt sich, wie lang die Pflanzen sich dort halten können!²⁾ Die Pflanzen wachsen hier ziemlich reichlich, aber zerstreut, während darüber, am oberen Teil des Hanges, der, wenn die oben gemachte Voraussetzung zutrifft, von der später abgerutschten Böschung überdacht war, einzelne Rasen noch festzustellen sind, die aber durch die Steilheit des oberen Teiles des Hanges dem Regen nicht so stark ausgesetzt sind als weiter unten.

Am linken Teil des Hanges, wo die Böschung noch vorhanden ist, sind die Pflanzen auch, wie an dem Höfener Standort, vor dem Regen geschützt. Doch wurde festgestellt, daß ein Teil davon von durch das Wurzelwerk sickern dem Regenwasser betropft wurde. Das Wasser wurde nicht aufgesogen, sondern blieb in Tröpfchen auf dem Rasen liegen, im Gegensatz zu dem nach außen hin sich anschließenden *Calypogeia*rasen, der feucht von aufgesogenem Wasser war.

Protonema war zur Zeit der Beobachtung (Ende Sept.) nur spärlich vorhanden; schön war es nur in einer kleinen Erdvertiefung am freien Hang ausgebildet. Vom Regen konnte es dort nicht getroffen werden.

1) S. bei v. d. Dunk auch die weitere Literatur über *Schistostega*.

2) Beobachtung Ende Okt. zeigt, daß die Pflänzchen hier fast verschwunden sind.

3. Standort Teufelskammern bei Herrenalb.

Meereshöhe ca. 720 m. Rotliegendes (Buntsandstein), große Felsnischen, nach Osten offen. Hier wächst *Schistostega* direkt auf den Sandsteinfelsen, die Nischen sind nach außen (Osten) weit geöffnet.

Wir besuchten den Standort (durch die Angaben des Vereins für vaterl. Naturkunde — Wälder — aufmerksam gemacht¹⁾) ertsamals im Sept. 1921, wo das *Protonema* in der unteren (größeren) der beiden Kammern prächtig leuchtete.

Die beiden Standorte bei Höfen, namentlich der größere davon, Standort A genannt, wurde während eines Jahres einer sehr genauen Beobachtung unterzogen und es wurden mit von dort stammenden Material Untersuchungen angestellt. Im Folgenden sollen die Ergebnisse dargelegt werden.

Dr. Finckh übernahm es, fast täglich den Standort zu besuchen und Aufzeichnungen zu machen. Das so entstandene „Tagebuch“ bietet eine genaue Beschreibung aller Veränderungen, die sich unter der Einwirkung der wechselnden äußeren Bedingungen und der Jahreszeit an dem Standort ergaben. Es liefert für die Biologie des Leuchtmooses wertvolle Beiträge und zeigt vor allem, wie sehr sich das Aussehen einer *Schistostega*-Vegetation im Lauf des Jahres verändert und wie wenig man daher bei einem einmaligen Besuch eines Standorts über die Wachstumsbedingungen namentlich des *Protonemas* Aufschluß erhält.

Die in dem Tagebuch gemachten Aufzeichnungen beziehen sich vor allem

1. auf das Verhalten des Leuchtprotonemas gegenüber den atmosphärischen Einflüssen,
2. auf das Verhalten der Pflanzen gegenüber denselben,
3. auf die Sporogonentwicklung.

Standorte der *Schistostega osmundacea* im württembergischen Schwarzwald.

1. Murgtal bei Schönmünzach (Kemmler).
2. Hornisgrinde (Correns).
3. Teufelskammern bei Loffenau (Wälder).
4. Freudenstadt-Kniebis (Wälder).
5. Enztal Höfen (E. v. Gaisberg, Finckh).
Neuenbürg (E. v. Gaisberg).
6. Nagoldtal Liebenzell (Schmidt).
7. Teinachtal (Feucht).

Vgl. ferner die Publikationen von Hegelmaier und Wälder in den Jahreshften des Vereins für vaterl. Naturkunde in Württemberg, sowie das Vereinsherbar in Stuttgart.

1) Jahreshfte des Vereins für vaterl. Naturkunde in Württemberg 1903, S. 44.

II. Beobachtungen am Standort.

Tagebuch über die Beobachtungen an *Schistostega osmundacea* an einem im September 1921 aufgefundenen Standort am Eyberg bei Höfen a. Enz.

Meereshöhe ca. 400 m, unter einem überhängenden Felsen des unteren Buntsandstein, Exposition gegen NO. (Dr. Finckh).

31. 8. Moos aufgefunden.
15. 9. L. Vorkeim sehr schön entwickelt.
14. 11. Nach einigen Frosttagen starker Rückgang der leuchtenden Vorkeime. Bei Nacht wird durch elektrische Lampe sofortiges Aufleuchten der Vorkeime festgestellt.
17. 11. Nur noch an einer einzigen Stelle in kleiner Höhlung ca. 40 qcm bedeckend, leuchtender Vorkeim.
22. 11. Untersuchung der Erde an Stellen, wo vorher L. *Protonema* zu sehen war, ergibt dessen völliges Verschwinden in den Erdproben, hingegen sind Brutkörperchen festzustellen.
23. 11. L. Vorkeim an zwei Stellen; einer kleinen tiefen Erdhöhlung und zweitens auf einem Steinchen.
23. 11. In der vorausgegangenen Nacht 8° Frost.
- Trotzdem leuchten die gestern beobachteten Vorkeime noch schön.
24. 11. Trotz — 6° vergangene Nacht sind sämtliche zuletzt beobachteten Vorkeime erhalten geblieben.
26. 11. Nachts — 9°.
- Von den am 24. 11. notierten Vorkeimen sind nur noch geringe Reste sichtbar, der größte noch in dem kleinen Erdloch.
27. 11. Nachts — 10½°.
- Kein Vorkeim mehr zu sehen.
28. 11. Nachts — 12°.
- Kein Vorkeim mehr sichtbar. Erde stark zerklüftet.
30. 11. Kälte hat angehalten. Min. Temp. — 11°.
- Kein Vorkeim zu sehen.
- Erde sehr stark zerklüftet und versandet.
1. 12. Nachts — 6°.
2. 12. Nachts — 6°. Höchste Tagestemp. 0°.
- Kein Vorkeim zu sehen.
- Pflanzen noch unverändert, in den tiefsten Erdsenken saftig dunkelgrün und ganz intakt, sonst sehr retrahiert.
3. 12. Kein L. *Protonema*. — Temp. Min. — 6°, Max. nicht über 0°.
- Auffallend die sehr frische Färbung der Pflanzen in den tiefsten Erdlöchern; im übrigen ist das ganze Moospolster ganz zerklüftet und mit Sand, der sich von dem Überhang abgelöst hat, überstreut.
5. 12. Temperatur andauernd unter 0°. Kein L. *Protonema*. Nachts — 11,5°.
- Ein Teil der Moospflanzen (gegen Osten) erhält einige Zeit vormittags direktes Sonnenlicht.
7. 12. Nachts — 7°, über Mittag + 6°, abends Regen.
- Kein L. *Protonema*.
8. 12. Nachts Min. + 2°, tagsüber + 6°. Kein L. *Protonema*.
- Die Pflanzen sehen strotzend aus, haben sich von den Frösten schon sehr gut erholt. Durch den geringen niedergegangenen Regen sind die Sandflächen außerhalb des Überhanges feucht.
- Ein zweiter Standort aufgefunden, etwa 20 m oberhalb Fundort A, auch unter einem Felsen, Exposition auch NO.
9. 12. Temperatur zwischen 4 und 5°, etwas Regen.
10. 12. Nachts — ½°, tagsüber + 5°, feucht und viel Regen.
- Standort A. Die Moospflanzen fallen jetzt sämtlich durch sattes Grün auf,

sie strotzen förmlich und haben die Wirkungen der Fröste offenbar ganz überwunden. Keine L. Protonema.

Standort B.: Kein L. Protonema.

Allgemeine Bemerkung: An allen bis jetzt aufgefundenen Standorten stehen die Moospflanzen gegen direkt auftreffenden Regen geschützt, die Exposition ist ausnahmslos gegen NO.

11. 12. Witterung andauernd sehr feucht, $+5^{\circ}$ bis $+6^{\circ}$.

An geschützter Stelle im Hintergrund:

Kleiner Fleck heller leuchtend.

Wohl beginnende Vorkeimbildung. An anderen Stellen, auch an Standort B ist davon noch nichts zu sehen.

12. 12. Nachts -4° , tagsüber Max. $-0,5^{\circ}$.

Der gestern noch als zweifelhaft angesehene kleine Fleck erweist sich deutlich als L. Protonema.

Noch an drei weiteren Stellen beginnt das Leuchten:

1. an sandigem Fleck rechts in kleiner Schlucht;

2. an einem Steinchen;

3. rechts außen an Sandschüttung.

Der nächtliche Frost hat keine ersichtlichen Wirkungen auf das Wachstum und die Form der Moospflanzen gehabt.

13. 12. Tagestemperatur -6° bis -4° , abends -8° .

14. 12. Nachts -12° , tagsüber klar, Max. -5° .

Pflanzen sind wieder stark retrahiert, mit Ausnahme der unter überhängenden Steinen und in tiefen senkrechten Nischen sitzenden. Kein Leuchten mehr zu sehen.

15. 12. Nachts -13° , tagsüber Max. -4° . Kein Leuchten.

Auch an Standort B Pflanzen sehr geschrumpft und zerklüftet.

16. 12. Morgens -10° , gegen Abend -6° .

17. 12. Wetter wird milder, morgens 9 Uhr 0° , dann rasch steigend.

Pflanzen mittags 2 Uhr noch stark retrahiert.

Kein Leuchten.

18. 12. Temperatur ca. $+6^{\circ}$, Regen. Kein Leuchten.

Pflanzen sind wieder frischgrün, der sandige Untergrund ist feucht, wiewohl nicht direkt vom Regen getroffen.

19. 12. Temperatur bis 10° steigend, Regen. Kein Leuchten.

20. 12. Min. $-0,5^{\circ}$, tagsüber $+11^{\circ}$.

21. 12. Min. $-0,5^{\circ}$, Max. $+11^{\circ}$. Kein Leuchten.

22. 12. Min. -2° , Max. $+9^{\circ}$. Kein Leuchten.

23. 12. Min. $0,5^{\circ}$, Max. $+10^{\circ}$.

Wetter sehr hell, in einer kleinen Erdsenkung zweifelhafter Vorkeim.

24. 12. Nachts Min. -1° , Max. $+3^{\circ}$, Regen und Schnee.

Einzelne sehr zweifelhafte grünlich leuchtende Stellen.

Pflanzen sehr frisch, freudig grün.

Am Standort B fällt auf, daß die Pflanzen sämtlich nach NO orientiert sind, obgleich auch von SO ziemlich reichlich Licht Zutritt.

25. 12. Nachts -3° , tagsüber Max. $+1^{\circ}$. Kein sicheres Leuchten.

Infolge des nächtlichen Frostes Erde in A etwas zerklüftet, mehrfache kleine Sandrutsche.

26. 12. Nachts -3° , Max. $+1^{\circ}$.

Frostwirkung stärker sichtbar. Kein sicheres Leuchten.

27. 12. Nachts -4° , tagsüber $+3^{\circ}$.

Abends Regen und steigende Temperatur.

28. 12. Min. $+7^{\circ}$, tagsüber $+12^{\circ}$. Sehr feucht. Kein Leuchten.

29. 12. Nachts $+1^{\circ}$. Viel Regen. Kein Leuchten.

30. 12. Nachts $+1^{\circ}$, Max. $+6^{\circ}$. Kein Leuchten.

Erde zerklüftet.

31. 12. Viel Regen, Temperatur nachts und tagsüber $+5^{\circ}$.

1. 1. 22. Nachts $+1^{\circ}$. Kein Leuchten.

Zerklüftung immer noch stark ausgeprägt.

2. 1. Nachts $+5^{\circ}$, tagsüber 6° . Viel Regen.

3. 1. Nachts viel Regen, dann klar. Min. + 1°, tagsüber erst klar, dann Schnee. Max. + 2°, abends 0°. Pflanzen sind noch immer stark zerklüftet. Kein Leuchten.
Auch an Standort B kein Leuchten.
4. 1. Nachts - 2°, Max. + 1°. Schnee.
5. 1. Nachts - 2°, tagsüber unter 0°, abends - 5°. Schnee.
6. 1. Nachts - 5°, tagsüber etwas Schnee.
7. 1. Nachts Min. - 15°, Max. - 4°, gegen Abend wieder - 10°. Schnee liegt 20-30 cm hoch. Die sämtlichen Stellen, wo die *Schistostega*-pflänzchen wachsen, sind absolut schneefrei. Der starke Frost macht sich an den annähernd horizontal ausgebreiteten Rasen viel stärker bemerkbar als an den Stellen, wo diese auf senkrechter Unterlage sitzen. Hier sind sie überwiegend hellgrün, die Pflänzchen viel weniger reduziert als an den dunkler grünen, horizontalen Flächen. Die Zerklüftung ist an diesen sehr weit vorgeschritten, so daß die Rasen durcheinander geschüttelt scheinen. Dazwischen liegt viel herabgefallener Sand und kleine Steine von der Decke. Kein Leuchten.
8. 1. Nachts - 15°, abends 0°, dann + 3°. Tauwetter.
9. 1. Temperatur bis + 8°. Leichter Regen.
Besseres Aussehen der Pflanzenrasen, aber noch mit viel Sand überschüttet. Kein Leuchten.
10. 1. Temperatur andauernd bis + 8°. Viel Regen.
11. 1. Morgens + 2°. Unter dem Felsen liegen große heruntergefallene Rasenstücke herum.
- 12.-14. 1. Temperatur andauernd unter 0°. Schnee.
15. 1. Nachts - 10°, tagsüber bis - 3°.
16. 1. Nachts - 12°, tagsüber bis + 3°. Viel Schnee.
Am Felsen starkes Durcheinander von losgerissenen Moosrasenstücken und Massen herabgestürzten Sandes. Kein Vorkeim.
17. 1. Nachts - 5°, tagsüber + 2° bis 3°. Tauwetter.
18. 1. Nachts - 1°, tagsüber + 3°, abends - 5°. Kein Leuchten.
Der Anblick am Felsen wie am 16. 1. Noch viel Schnee.
19. 1. Nachts - 8°, tagsüber - 1°.
20. 1. Nachts - 5°, tagsüber - 2°.
21. 1. Nachts - 0,5°, tagsüber + 1°.
22. 1. Nachts + 0,5°, tagsüber + 1°, abends - 0,5°. Rasen stark versandet, in kleinere Stücke zerfallen. Die Pflanzen an senkrechter Wand im Hintergrund auffallend grün. Kleine Probe zeigt die Embryonen äußerlich nicht weiter entwickelt, als vor Wochen festzustellen.
23. 1. Nachts Min. - 3°, Max. 0°.
24. 1. Min. - 7°, Max. - 1°.
25. 1. Min. - 7°, Max. 0°.
26. 1. Die Pflanzen sehen stark ausgetrocknet aus, Min. - 2°, Max. + 0,5°.
27. 1. Min. - 3°, Max. + 2°.
28. 1. Min. - 2°, Max. + 2°. Kein Leuchten.
Rasen liegen zwar noch stark durcheinander geschüttelt, sehen aber besser aus. Bei Standort B sind die Pflanzen ebenfalls schneefrei.
29. 1. Min. + 2°, Max. + 4°. Abends Regen.
30. 1. Min. + 0,5°, Max. + 5°. Regen.
Räschen erholen sich sehr gut. Besonders schön grün in tiefer Spalte im Hintergrund und an den senkrechten Steinen und Klüften dort. Standort A u. B.: Kein Leuchten.
31. 1. Min. - 2°, Max. + 7°. A u. B.: Kein Leuchten.
1. 2. Pflanzen sind wieder in gutem Zustand, Min. - 0°, Max. + 2°.
2. 2. Min. - 0,5°, Max. + 4°. Kein Leuchten.
3. 2. Min. + 1°, Max. + 7°, abends + 6°. Viel Regen. Schnee schmilzt.
4. 2. Morgens + 6°. Regen nachmittags Schnee. Gegen Abends - 7°.
5. 2. Nachts - 12°, tagsüber Max. - 7°.
6. 2. Nachts Min. - 17°, Max. - 8°.
7. 2. Nachts Min. - 12°, Max. - 6°. Rasen unter dem Felsen A sehen stark ausgetrocknet aus, die Spitzen der Stengel sind eingerollt, die Blattenden eingebogen. Saftig grün sehen nur die

- in den hintersten Klüften, besonders an deren senkrechten Wänden stehenden Pflanzen aus.
8. 2. Min. -18° , Max. -7° .
 9. 2. Min. -12° , Max. -8° .
 10. 2. Min. -12° , Max. -5° , kalt, klar.
 11. 2. Min. -10° , Max. -3° .
 12. 2. Min. -8° , Max. $+1,5^{\circ}$.
 13. 2. Min. $-7,5^{\circ}$, Max. $+4^{\circ}$.
- Standort A noch stark verschüttet. Sand sehr trocken, aber die einzelnen Rasenstückchen weich und feucht, gelblichgrün.
14. 2. Min. -2° , Max. $+3^{\circ}$. Etwas Regen, feucht.
 15. 2. Min. $-0,5^{\circ}$, Max. $+3,5^{\circ}$. Sehr feucht. Pflanzen gut erholt. Kein Leuchten.
 16. 2. Min. $-0,5^{\circ}$, Max. $+2,5^{\circ}$. Feucht.
 17. 2. Min. $-0,5^{\circ}$, Max. $+4^{\circ}$.
 18. 2. Min. $+1^{\circ}$, Max. $+6^{\circ}$. Föhnig. Pflanzen beginnen sich aus dem Sand herauszustrecken. Im ganzen ist etwa ein Drittel der früheren größten Rasendecke verschüttet.
 19. 2. Min. $-0,5^{\circ}$, Max. $+5^{\circ}$. Über Nacht Schneefall.
 20. 1. Min. -1° , Max. $+5^{\circ}$.
- Durchzählung von acht Rasenstücken ergibt am Standort A nur an einem Sporogon deutlich emporgehobene Haube.
21. 2. Min. -3° , Max. $+9^{\circ}$.
 22. 2. Min. $+0,5^{\circ}$, Max. $+7^{\circ}$. Kein Leuchten. Auch in Erdprobe keine Linsenzellen.
 23. 2. Min. $+5^{\circ}$, Max. $+8^{\circ}$.
 24. 2. Min. $+5^{\circ}$, Max. $+10^{\circ}$.
 25. 2. Min. $+3^{\circ}$, Max. $+13^{\circ}$. Klar.
 26. 2. Min. $-0,5^{\circ}$, Max. $+15^{\circ}$. Kein Leuchten. Rasen wachsen gut.
 27. 2. Nachts Regen, Rasen überall frisch, besonders schön entwickelt sind solche hinten rechts an den senkrechten Steinklüften, an den dunkelsten Stellen.
 28. 2. Temperatur zwischen $+5^{\circ}$ und $+12^{\circ}$.
1. 3. Abends Regen.
 4. 3. Min. $+3^{\circ}$, Max. $+12^{\circ}$.
 - 4.—8. 3. Temp. Min. andauernd $3-5^{\circ}$, Max. bis $+15^{\circ}$. Zeitweise Regen. Kein Leuchten.
 9. 3. Min. -3° , Max. $+7^{\circ}$.
 11. 3. Min. $+2^{\circ}$, Max. $+13,5^{\circ}$. Am Standort A schon zahlreiche, grüne Sporogone meist mit noch aufsitzender Haube. Kein Leuchten.
 13. 3. Min. $+0,5^{\circ}$, Max. $+15^{\circ}$. Im Sand werden an vielen Stellen die Sandschicht durchbrechende Pflanzen, sichtbar.
 14. 3. Min. 0° , Max. $+17^{\circ}$.
 15. 3. Min. -1° , Max. $+12,5^{\circ}$. Kein Leuchten. Auf den Sandschüttungen kommen immer mehr Pflänzchen zum Vorschein.
 16. 3. Min. -2° , Max. $+14^{\circ}$.
 17. 3. Min. -3° , Max. $+10^{\circ}$.
 18. 3. Min. -1° , Max. $+12^{\circ}$. Kein Leuchten.
 19. 3. Min. -1° , Max. $+17^{\circ}$. Sehr warm, Regen.
 20. 3. $+6^{\circ}$. Etwas Regen, feucht, abends $+1^{\circ}$, Schnee. An der hinteren Sandschüttung ein leichter grüner Anflug zwischen den dort wiedererscheinenden Pflänzchen. Mikroskopisch Vorkeime mit Linsenzellen festgestellt. Beginnendes Leuchten. An vielen Stellen sehr zahlreiche grüne Sporogone, anscheinend ziemlich gleichmäßig entwickelt. Nur wenige mit braunen Spitzen, keines geöffnet.
 21. 3. Min. $+1,5^{\circ}$, Max. $+1^{\circ}$. Schnee.
 22. 3. Min. -3° , Max. $-1,5^{\circ}$. Starker Schneefall. Am äußeren Rand der Polster des Felsens A leichte Bedeckung mit Treibschnee festgestellt, sonst Rasen

schneefrei. Der grünliche Anflug an der Sandschüttung ist noch nicht ganz verschwunden.

23. 3. Min. $-3,5^{\circ}$, Max. -3° .

24. 3. Min. -5° , Max. -1° .

25. 3. Nachts Min. -7° , tagsüber steigende Temperatur bis $+5^{\circ}$. Tauwetter. Sandschüttung stark zerklüftet, von herabgefallenem gefrorenen Boden bedeckt. Der grüne Protonemaschimmel ist wieder völlig verschwunden.

26. 3. Min. 0° , Max. $+4,5^{\circ}$. Schnee.

27. 3. Min. -5° , Max. $+5,5^{\circ}$. Schnee.

Standort A: An der Sandschüttung hinten neues leuchtendes Protonema von Handtellergröße.

Standort B: Noch kein Leuchten.

28. 3. Min. -2° , Max. $+5^{\circ}$. Schnee.

29. 3. Min. -2° , Max. $+5^{\circ}$. Schnee.

Leuchten am Standort A wie am 27. 3.

30. 3. Min. -3° , Max. $+3^{\circ}$. Schnee.

Eine weitere leuchtende Stelle.

31. 3. Min. -2° , Max. $+6,5^{\circ}$. Tauwetter.

1. 4. Über Nacht Schnee, Min. 0° , Max. $+2,5^{\circ}$. Schnee und Regen.

Standort B noch kein Leuchten.

2. 4. Min. -5° , Max. $+4,5^{\circ}$.

3. 4. Min. $+1^{\circ}$, Max. $+12^{\circ}$. Föhnig.

Etwas mehr Protonema.

4. 4. Regen, Abkühlung.

5. 4. 0° . Protonema an Standort A nicht weiter entwickelt.

6. 4. Min. -4° , Max. $+9^{\circ}$.

7. 4. Min. $-0,5^{\circ}$, Max. $+8^{\circ}$.

8. 4. Min. $+4^{\circ}$, Max. $+13^{\circ}$. Regen. Protonema breitet sich wieder etwas aus und leuchtet stark.

9. 4. Min. $+1^{\circ}$, Max. $+10^{\circ}$. Regen.

10. 4. Min. $-0,5^{\circ}$, Max. $+8^{\circ}$. Protonema dehnt sich im Hintergrund weiter aus.

11. 4. Min. 0° , Max. $+10^{\circ}$.

12. 4. Min. $+6^{\circ}$, Max. $+14^{\circ}$.

Protonema dehnt sich weiter aus, Sporogone noch grün.

13. 4. Min. $+8^{\circ}$, Max. $+15^{\circ}$.

14. 4. Min. $+10^{\circ}$, Max. $+23,5^{\circ}$. Protonema im Hintergrund weiter ausgedehnt. Seinen Ausganax. +es genommen von den dunkelsten Stellen.

15. 4. Min. $+6^{\circ}$, Max. $23,5^{\circ}$.

16. 4. Nachmittags Regen, Min. $+5^{\circ}$, Max. $+11^{\circ}$.

17. 4. Min. $+4,5^{\circ}$, Max. 6° Regen.

18. 4. Min. $0,5^{\circ}$, Max. $+5^{\circ}$. Schnee.

19. 4. Min. $+0,5^{\circ}$, Max. $+3^{\circ}$. Regen.

Protonema dehnt sich langsam aus. Sporogone teils grün, teils bräunlich verfärbt.

20. 4. Min. $-0,5^{\circ}$, Max. $+8,5^{\circ}$.

21. 4. Min. 3° , Max. $+5,5^{\circ}$.

22. 4. Min. $+0,5^{\circ}$, Max. $+7^{\circ}$.

Neben grünen Sporenkapseln, die zum Teil noch die Haube tragen, finden sich viele bräunliche.

Größe: 600μ , Breite 300μ . Protonema breitet sich jetzt am Felsen A sehr aus. An Standort B noch keines.

23. 4. Min. 0° , Max. $+8^{\circ}$.

28. 4. Min. $-1,5^{\circ}$, Max. $+12^{\circ}$.

29. 4. Min. 2° , Max. $+12,5^{\circ}$. Noch kein geöffnetes Sporogon.

Zwischen 30. 4. und 6. 5. Min. $-0,5^{\circ}$

6. 5. Min. $+0,5^{\circ}$, Max. $+15^{\circ}$.

Protonema hat sich weiter ausgebreitet und erscheint allmählich auch an den helleren Stellen.

8. 5. Min. $+2^{\circ}$. Max. $+22,5^{\circ}$. Klar.

- Heute erstmals am Standort A geöffnete Sporogone beobachtet, und zwar an etwa 50% der Sporogone (eines stets daraufhin beobachteten Rasenstückes).
- Von den übrigen ist die Hälfte schon braun, der Rest noch grün. Am Standort B sind die Kapseln sehr spärlich, einige Exemplare öffnen sich.
- Noch kein Leuchten an Standort B.
11. 5. Es fällt auf, daß die mehr hinten gelegenen Rasen sehr viel mehr Kapseln tragen als die vorn und seitlich gelegenen (wo von SO Licht hereinfällt)¹.
13. 5. Witterung seit 9. 5. regnerisch.
Der Prozentsatz der geöffneten Kapseln hat sich seit dem 8. 5. noch nicht erhöht.
Das Protonema breitet sich nun überall aus.
Es wird eine Fläche 10:10 cm markiert, wo bisher nur Linsenprotonema, aber keine Moospflanze entwickelt ist, um zu beobachten, in welchem Zeitraum sich dort Moospflanzen entwickeln.
An Standort B noch kein Leuchten.
14. 5. Nachts — 2°, tagsüber sonnig, warm.
17. 5. L. Protonema nicht weiter ausgedehnt.
20. 5. Letzte Tage warm, trocken.
Linsenprotonema sehr ausgedehnt.
Leuchten nun auch an Standort B, zunächst an den dunkleren Partien.
Die Moospflanzen bei A sehr schön lauchgrün.
Erst, wie am 8. 5., ca. 50% der Sporogone geöffnet.
24. 5. Vorkeime leuchten überall prachtvoll.
Wetter der letzten Tage sehr heiß und trocken. Min. + 10° Max. an + 30° reichend. Seit 18. 5. kein Niederschlag mehr. 24.—27. Sehr heiß, etwas Regen.
27. 5. Am Felsen sind jetzt an dem Rasen, der bisher vor allem daraufhin beobachtet wurde, alle Sporogone geöffnet.
29. 5. Leuchten sehr schön.
1. 6. Linsenprotonema nun sehr ausgedehnt, auch an B.
Rasen zeigen neben vielen geöffneten noch zahlreiche geschlossene Sporogone und einige, die noch die Haube tragen.
7. 6. Sporogone sind jetzt fast alle entleert und geschrumpft; ein Teil trägt noch Sporen, ein ganz kleiner Teil ist noch nicht reif.
7. 6. An dem zur Beobachtung markierten Fleck sind jetzt junge Moospflanzen entwickelt. Die Entwicklungsdauer war hier also ca. 3 Wochen (s. 13. 5.).
15. 6. Protonema dehnt sich immer noch weiter aus.
3. 7. In der Umgebung des Felsens jetzt zahlreiche Rubus und Farne, namentlich gegen Osten entwickelt. Dadurch wird die Belichtung beträchtlich herabgesetzt.
13. 7. Unter dem Felsen A ist jetzt wieder ein kontinuierlicher Moosrasen entwickelt; zum Teil sind es große Polster von Moospflanzen, zum Teil große zusammenhängende Leuchtprotonema-Massen.
Eine ganz dunkle Spalte im Hintergrund zeigt kein Protonema, auch an den senkrechten Flächen sieht man kein Protonema, sondern nur Moosrasen.
Das LS. Protonema dringt nach vorn bis an die hellsten Stellen an dem Sandboden vor. Über den Regentrauf hinaus geht es nicht.
Am Felsen B wenig Moospflanzen, aber reichlich L. Protonema, das sich bis in den hintersten Winkel des Überhanges erstreckt.
23. 7. Das Protonema hat sich noch weiter nach außen erstreckt.
27. 7. Inzwischen starke Regenfälle. An der letzten (am 23. 4.) genannten Stelle ist das LS. Protonema jetzt wieder verschwunden, sie wurde von den zahlreich herabhängenden Wurzeln mit Wasser betropft.
30. 7. Die lauchgrünen jungen Pflanzen überwiegen nun in dem nach NO gerichteten, weitaus größeren Teil des Standortes A stark das L. Protonema, das nur

1) Beobachtung vom 27. Sept. 1923: Auch an den vom direkten Sonnenlicht von SO getroffenen Stellen sehr reichlich Sporogone festgestellt.

noch kleine Flecke bildet. Gegen SO ist letzteres noch reichlich entwickelt, in einem Streifen von ca. 45 cm Länge zu 12–15 cm Breite; hier treten die jungen Pflanzen noch hinter dem Protonema zurück.

1. S. Am SO-Überhang von A jetzt mehr junge Pflanzen als Protonema.
8. S. Standort A: An der größten Vegetationsfläche mag das Verhältnis des Protonemas zu den Moospflanzen 1:5–6 sein; am SO-Überhang 1:3.
Am Fels B entstehen jetzt viele junge Pflanzen und das Protonema tritt gegenüber den Pflanzen zurück.
15. S. An der Hauptfläche gegen NO ist das Protonema sehr zurückgetreten.
An einer Stelle, wo am 22. 7. ein Proberasen entnommen wurde, sind jetzt wieder Vorkeime an der Entnahmestelle zu sehen. Diese entwickelten sich also innerhalb von 3 Wochen.
13. 9. Rasenbildung ist unter dem Hauptüberhang nahezu lückenlos. Protonema nur an einigen kleinen Steinen.
Am Südabhang, in dunkler Felskluft, liegt zeitweise direktes Sonnenlicht auf dem dort vorhandenen Protonema.
25. 9. Am Hauptüberhang des Felsens A nur ganz wenig Protonema.
Felsen B zeigt reichliche, mit *Pellia epiphylla* durchsetzte Pflanzenrasen, fast kein Protonema.

Zusammenfassung der Beobachtungen am Standort.

Man sieht aus diesen Aufzeichnungen, daß das Leuchtprotonema zweimal im Lauf des Jahres zurückgedrängt wurde: 1. durch den Frost und 2. durch die sich bildenden Moospflanzenrasen.

Die Frostwirkung machte sich erst nach ein paar Tagen bemerkbar, brachte dann aber das Leuchten zum fast völligen Verschwinden. Es ließ sich an einigen geschützten Stellen nochmals nachweisen, nach erneutem Frost verschwand es aber auch dort (14. XII.) und konnte erst wieder Ende März (20. III.) mit Bestimmtheit festgestellt werden. Eine Frostwirkung auf das grüne Protonema besteht wohl darin, daß dieses vertrocknet, indem es aus der gefrorenen bzw. stark abgekühlten Erde kein Wasser mehr entnehmen kann¹⁾. Ob auch ein Gefrieren des Zellsafts eintritt, wurde nicht untersucht.

Die Moospflanzen zeigten auf der durch den Frost stark zerklüfteten Erde Vertrocknungserscheinungen (s. 7. II.). Doch erholten sie sich immer wieder ziemlich rasch. Ein deutlicher Unterschied war festzustellen zwischen den in tiefen Nischen im Hintergrund des Felsens auf senkrechten Steinen und Erdhängen wachsenden Pflanzen und denen auf dem Sandboden mehr im Vordergrund. Erstere blieben auch bei Frost immer mehr oder weniger frisch grün. Die Erde wird in den kleinen Schluchten im Hintergrund des Felsens nicht so schnell gefrieren und auch die Feuchtigkeit des porösen Sandsteines sich dort ziemlich lang erhalten können.

1) S. die Beobachtung im Tagebuch, daß das Leuchten auf dem Steinchen nicht gleich am ersten Frosttage verschwindet (S. I).

Der Gefahr der Verschüttung durch den locker sitzenden Sand sind, wie festgestellt wurde, die Pflanzen im Winter häufig ausgesetzt. Doch erscheinen sie auch auf den Sandschüttungen immer wieder, wobei ihnen ihr unterirdisches Protonema, das reichverzweigt und sehr ausgedehnt ist, wohl gute Dienste leistet.

Was die Sporogonentwicklung anbelangt, so wurde auch hier die schon bekannte Wachstumsverzögerung im Herbst und den ersten Wintermonaten beobachtet (s. v. d. Dunk, S. 40). Im Februar und im März streckten sich die Sporogone, aber erst Anfang Mai (8. V.) wurden geöffnete Sporogone verzeichnet, und zwar 50% des daraufhin beobachteten Rasens. Auch weiterhin zeigte jede Beobachtung der Sporogone am Standort, daß sich immer große Teile der Sporogonmassen in demselben Reifegrad befanden (s. 20. V. bzw. 27. V.).

Der Höhepunkt in der Entwicklung des Leuchtprotonemas war Ende Mai und im Juni.

Verhalten des Mooses gegen Regen.

Die Standorte stimmen darin überein, daß die *Schistostega* nur an Stellen vorkommt, die gegen den Regen geschützt sind. Davon macht auch der Neuenburger Standort keine Ausnahme, wenn man annimmt, daß die Pflanzen auf mechanischem Wege (durch Herabgerissenwerden) an den freien Hang gelangt sind. Die Beobachtung aber, daß die unter der Böschung sich befindenden Pflanzen von durchsickernden Regentropfen getroffen werden, zeigen, daß die Moospflanze selbst nicht zugrunde geht, wenn Regenwasser zu ihr gelangt. Wie man leicht feststellen kann, sind die Blätter schwer benetzbar (s. auch v. d. Dunk, S. 44), daher bleibt das Wasser auch zunächst in Tröpfchenform auf dem Rasen liegen. Sehr empfindlich jedoch scheint das oberirdische Protonema gegen Regen zu sein. Die mikroskopische Untersuchung der Pflanzen, die am freien Hang wachsen, zeigte grünes Protonema nur als ganz vereinzelte Fäden; diese wiesen dann aber auch Übergänge zu Linsenzellen auf. Wir haben Linsenprotonema nie an andern als an gegen den Regen gut geschützten Stellen gesehen.

Andererseits liebt, wie schon v. d. Dunk hervorhebt (S. 13), *Schistostega* eine gewisse Feuchtigkeit des Standorts. Die Pflanzen kondensieren Wasserdampf aus der Luft; so fanden wir bei einem Besuch des Standorts am Nachmittag in reichlichem Maße Wassertröpfchen an den Sproßspitzen. Vermutlich wird der Tau auch die Befruchtung vermitteln.

III. Versuche.

a) Sporogonentwicklung.

Anschließend an die Beobachtungen am Standort seien zunächst einige Versuche, die sich auf die Sporogonentwicklung beziehen, besprochen. Es fragt sich, ob man die Entwicklungszeit der Sporogone durch Änderung der äußeren Bedingungen abkürzen kann.

Wie bekannt (s. v. d. Dunk, S. 40), wächst der Embryo zunächst sehr langsam. Die Hüllen der Embryonen, die wir im September fanden, waren schon in die 2 Teile gegliedert, die für sie während der darauffolgenden Monate charakteristisch sind: ein unterer Teil, der aus dem Archegonienfuß durch starkes Wachstum hervorgegangen ist und ein oberer, dem Archegoniumbauchteil entsprechend. Letzterer ist natürlich größer als der erstere, aber er bleibt dann zunächst auf einem bestimmten Entwicklungsstadium stehen, wie der Vergleich der am meisten vorgeschrittenen Embryonen im September mit Präparaten vom Januar zeigt. Dagegen wächst der Fußteil des Archegons, in dem das untere Ende des Embryo steckt, noch stark heran. Aber das Wachstum verläuft sehr langsam, und Präparate vom 1. II. zeigen viele Sporogone vom Freien noch mit geschlossener Hülle. Dann aber reißt die Calyptra an der Grenze zwischen oberem und Fußteil, wo die Zellen schon dafür vorgebildet sind und der Stiel wird eingeschoben.

Es wurden nun im November, Dezember und Januar Pflanzenrasen ins Gewächshaus gebracht, im Warm- und Kalthaus verteilt und verschiedener Helligkeit ausgesetzt. Wie die Tabelle zeigt, ist durchschnittlich eine Förderung der im Gewächshaus befindlichen Sporogone gegenüber denen im Freien festzustellen. Wir konnten am 1. II. bei drei am 4. I. geholten Versuchsrasen zusammen 40 Sporogone mit abgeworfener Haube feststellen, während an 41 vom Freien geholten Sporogonien die Haube noch nicht deutlich emporgehoben war¹⁾. Die geförderten Sporogonien standen im Kalthaus hell. Neben der gleichmäßigen Feuchtigkeit, die den Pflanzen im Gewächshaus zur Verfügung stand, ist, wie die Tabelle zeigt, wohl das Licht ein Hauptfaktor bei der Förderung des Sporogonwachstums. Größere Wärme

1) Jedoch scheinen sie strömenden Regen auf die Dauer nicht zu ertragen, da die im September beobachteten Pflanzen am freien Hang des Neuenbürger Standorts Ende Oktober fast verschwunden waren.

1) Und am 19. 2. verzeichneten wir in Töpfchen 11c u. 10l je ein sich öffnendes Sporogon — dasselbe trat im Freien erst Anfang Mai ein.

wirkt offenbar nicht als Reiz, sondern eher hemmend (vergl. Tabelle). Ein halbheller bis heller Standort im Kalthaus erschien als der günstigste. Auch den am 14. XI. geholten Sporogonien gegenüber erscheinen die am 4. I. hereingebrachten als die geförderten. Jedoch konnten wir schon am 18. I. an dem am 14. XI. angesetzten Versuch, der sehr hell stand, feststellen, daß bei der Mehrzahl der jungen Sporogone die Haube emporgehoben war. Dasselbe war am 18. I. z. B. an dem am 4. I. angesetzten Topf 10 d festzustellen. Es trat dann aus irgend einem Grund eine Hemmung der Sporogonentwicklung in dem Versuch vom

Vergleichende Helligkeitsbestimmungen. (Kultur und natürlicher Standort.)

Messungen vom 26. und 28. Jan. 1922	Ziffern meines Photo- meters	Nebenwerte (relative Lichtwerte nach Eder-Hecht)	Ver- hältnis- werte	reduzierte Verhältnis- zahlen	
Kalthaus, unten rechts, halbdunkel	6	636	6	1	Sehr gute, zuverlässige Bestimmung
Kalthaus, mittlerer Bord, halbhell	9	1800	18	3	wie oben
Kalthaus, vorderer Bord, hell .	11	3000	30	5	„
Warmhaus, links unten, halbdunkel	6	636	6	1	„
Warmhaus, Mittelbord unter Palmen, halbhell	7¾	1200	12	2	„
Warmhaus, vorn am Glaskasten, hell.	11	3000	30	5	„
Natürlicher Standort, Felsen A, unter Überhang	7¾	1200	12	2	2 übereinstimmende Bestimmungen
Diffuses Tageslicht im Freien .	13	ca. 15 000	150	15	unsichere Bestimmung

Bestimmungen der Helligkeit am Standort A.

26. Januar 1922	7¾	1200			
28. Januar 1922	7¾	1200			
25. Februar 1922	8	ca. 1300			
8. Mai 1922	8	ca. 1300			Licht durch Belaubung abgeschwächt

Ergebnisse der Durchzählung der verschiedenen *Schistostega*-kulturen auf Sporogontentwicklung (11. Febr. 22).

Bezeichnung	Tag der Entnahme	Kulturverhältnisse	Entwicklung der Sporogone			Bemerkungen
			Haube nicht deutlich emporgehoben	Haube deutlich emporgehoben	Kapsel + ausgebildet, noch ganz grün	
Felsen A.	1. Febr. 22.	natürlicher Standort	41	—	—	Sporogontentwicklung gegenüber 4—6 Wochen früher nicht erkennbar vorgeschritten
Topf II	14. Nov. 21.	Kalthaus, hell (Glashäuschen)	4	14	1 Kapsel gut ausgebildet	
III A. (im gleichen Töpfchen)	28. Nov. 21. (Igelstachel) 30. Dez. 21. (zwischen Hölzchen)	Kalthaus, halbdunkel (unten rechts)	10	—	—	NB! Die beiden im Abstand von 4 Wochen entnommenen Rasen beim Züchten nicht unterschieden! E. F.
III B.	30. Dez. 21.	Warmhaus, halbhell (unter den Palmen)				
8 A.	3. Jan. 22.	Kalthaus, halbhell (mittlerer Bord) abgeschnittene Kopfstücke	Hauben nicht deutlich emporgehoben	4 (?)	—	(Keine Zahlenangaben) A steht heller als B!
8 B.		Warmhaus, halbhell (mittl. Bord, Palmen) abgeschnittene Kopfstücke	—			Durch das Abschneiden keine sichtbare Beschleunigung der Sporogontentwicklung
9 c	3. Jan. 22.	Warmhaus, halbhell (mittlerer Bord)	7	5 Hauben sehr wenig emporgehoben	—	c steht heller als d!
9 d	3. Jan. 22.	Kalthaus, halbhell (mittlerer Bord)	4	4	8 1 × Kapsel sehr klein, 1 × Kapsel enorm groß!	
10 d, e	4. Jan. 22.	(Kontrollpflanzen vom Ätherversuch I) Warmhaus d (heller Bord) (Glaskasten) c	1 4	5 9	0 0	(viele radiäre Pflanzen)

Bezeichnung	Tag der Entnahme	Kulturverhältnisse	Entwicklung der Sporogene			Bemerkungen
			Haube nicht deutlich emporgehoben	Haube deutlich emporgehoben	Kapsel + ausgebildet, noch ganz grün	
10 f, g	4. Jan. 22.	Warmhaus, halbhell f (unter den Palmen) g	(viele Pflanzen radiär) 6	6	0	(viele radiäre Pflanzen)
10 h	4. Jan. 22.	Kalthaus, halbdunkel (unten rechts)	30	—	—	Die Mehrzahl der Pflanzen bilateral symmetrisch
10 i, k, l	4. Jan. 22.	Kalthaus, hell i (Glashäuschen) k l	7 2 15	2 — 9	10 Kapsel sehr groß, Deckel deutlich 15 15 Kapsel z. T. sehr groß	(Präparate E. v. G.) (3 Sporogene gemessen)
11 a, b, c, d	11. Jan. 22.	Ätherversuch II a, b, c ätherisiert, d Kontrollpflanze, alle im Kalthaus (Glashäuschen), hell	a b c d 4 4 3 6	2 1 3 2 — 1 2 3	— 2 4 3	(E. v. G.)

14. XI. ein; auch am 19. II. war an ihm mit bloßem Augen noch kein weiter vorgeschrittenes Sporogon sichtbar. Immerhin zeigt die Tatsache, daß die in den ersten Januartagen geholten Sporogene die schon seit November im Gewächshaus befindlichen so schnell in der Entwicklung ein- bzw. überholten, daß das Wachstum der Sporogene im November viel schwerer zu beeinflussen ist, als im Januar¹⁾. Es ist im September-Januar im wesentlichen auf den Archegonienfuß (bzw. daß untere Ende des Embryo) beschränkt, steht wohl auch teilweise ganz still. Im Januar aber hat der Archegoniumfuß seine endgültige Größe erreicht, und es genügt nun ein leichter Reiz, um die Hülle zu sprengen. Es ist um diese Zeit auch das Trenngewebe in der Hülle schon vorhanden. Es gibt sich dies schon daraus zu erkennen, daß beim Wegpräparieren der Hüllblätter gar zu leicht schon die Haube losgerissen wird, so daß es aussieht, als ob die Hülle schon gesprengt wäre.

1) Welche keine sichtbare Schädigung der Pflanzen hervorgerufen hatte.

Pflanzen, die am 2. I. vom Freien geholt wurden, zeigten am 1. III. 14 Sporogone mit abgeworfener Haube; auch hier ergibt sich also wieder die Förderung in der Entwicklung gegenüber den Pflanzen vom natürlichen Standort.

Durch Wundreiz (Abschneiden des unteren Teils Embryonen tragender Sprosse und Einpflanzen der oberen Teile in feuchten Sand) konnte ebenso wie durch eine Behandlung mit Äther (3,5 und 7,5 Min.)¹⁾ eine Beschleunigung der Sporogonentwicklung hervorgerufen werden.

b) Öffnung des Sporogons und Entleerung der Sporogone.

Die Kapselwand ist einschichtig (Fig. 3 und v. d. Dunk). Die Öffnung der Sporogone wird bewirkt durch die oberste Zellreihe der Urne; es ist also bei *Schistostega* ein sehr vereinfachter Annulus vorhanden. Ein Längsschnitt durch das reife Sporogon zeigt ebenso wie die Außenansicht der Kapsel die oberste und die darauffolgende Zellreihe der Urne mit körnigem Inhalt angefüllt. Diese Zellen bräunen sich auch zuerst mitsamt der untersten Deckelzelle. Soviel beobachtet werden konnte, wird im Verlauf des Reifens in die Membranen namentlich der obersten Zellreihe Schleim abgelagert. Es bildet sich eine Schleimkappe, die ins Innere der Kapsel gegen die Deckelzelle hin vorgewölbt ist und auch auf die 2. Zellreihe nach unten hin übergreift. Schließlich wird die Spannung so groß, daß die Kutikula gesprengt wird. Der Deckel, dessen Gewebespannung nun aufgehoben ist, schlägt sich schnell (in etwa 3 Sek.) zurück und verliert dabei merklich an Volumen. Er war offenbar stark gespannt. Die Columella bestand vor der Öffnung schon in ihrem oberen Teil aus toten Zellen und sinkt nun stark in sich zusammen (s. auch v. d. Dunk, S. 41 und Fig. 70 dort).

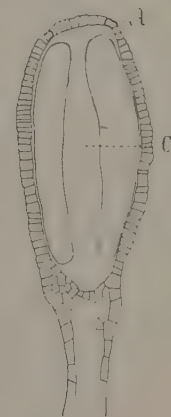


Fig. 3.
Längsschnitt durch eine Kapsel.
A Anulus. C Columella. Etwas vergrößert.

Bei einigen Versuchen, Sporogone künstlich zur Öffnung zu bringen, verhielten sich dieselben sehr ungleich. Es muß offenbar erst ein ganz bestimmter Spannungszustand vorhanden sein, der nur noch einer kleinen Verschiebung bedarf, um das Öffnen auszulösen.

3) Es fragt sich, wie sich im September und Oktober ins Gewächshaus gebrachte Rasen verhalten bezüglich der Sporogonentwicklung.

Versuch: 5 Sporogone, die, äußerlich betrachtet, im selben Reifegrad zu sein schienen, wurden um

$\frac{1}{2}$ 12 Uhr auf trockenes Fließpapier gebracht.

Eines davon beim Verbringen auf das Fließpapier entdeckt.

$\frac{1}{2}$ 1 Uhr 2 Sporogone entdeckt.

2 Uhr Das 4. Sporogon entdeckt.

Nach ein paar Tagen ist das 5. Sporogon noch unentdeckelt, es ist sehr stark ausgetrocknet.

Im Wasser öffneten sich die Sporogone nicht, wohl aber öffneten sich eine Anzahl Sporogone, als sie aus dem Wasser auf trocknes Fließpapier gebracht wurden. Das spricht dafür, daß nicht die Quellung des Schleimes als solche, sondern die Spannung zwischen der gequollenen Membran der Ringzellen und den austrocknenden angrenzenden Zellen die Öffnung hervorruft. Doch ist diese auch hier unregelmäßig, wie folgender Versuch zeigt:

31. III. 4 Uhr: 6 unentdeckelte Sporogone ins Wasser.

1. IV. 7 Uhr abends: Die Sporogone nicht entdeckt, werden auf trockenes, von Lampenlicht bestrahltes Fließpapier gelegt.

7 Uhr 10 Min.: Das erste der Sporogone springt auf.

Nach weiteren 15 Min.: 3 weitere Sporogone öffnen sich.

8 Uhr abends: Die beiden noch übrigen Sporogone noch geschlossen.

2. IV.: Die beiden Sporogone sind noch nicht entdeckt, werden wieder in Wasser gebracht. Dann in wieder frischem Aussehen auf das Fließpapier zurück.

Nach 1 Stunde: Beide geöffnet.

Die Entleerung der Sporogone geschieht dadurch, daß die Kapselwand stark schrumpft. Schon bald nach der Öffnung kann man feststellen, daß die Zellen des oberen Teils der Urne in tangentialer Richtung an Durchmesser abgenommen haben. Der Längsschnitt zeigt die Tangentialwände etwas nach innen eingebogen.

Es wurden eine Anzahl Sporogone trocken auf den Objektträger gelegt und eine Verkürzung des Sporogons manchmal fast um die Hälfte festgestellt. Die herausquellenden Sporenmassen saßen in Klumpen auf dem Sporogon.

Einige Zahlen seien hier angeführt:

Nr.	Zeit	Länge	Größte Breite	Verkürzung um		Zeit
				Länge	Breite	
		μ	μ	μ	μ	nach
1)	4h 16	540	300	195	75	24 Min.
	4h 30	450	270			
	4h 35	420	225			
	4h 40	345	225			
2)	11h 58	600	285	277,5	15	1 Stunde 47 Min. ebenso nach 21 Stunden
	12h 04	525	285			
	12h 25	412,5	285			
	12h 56	360	270			
	1h 46	322,5	270			
3)	11h 55	525	315	150	45	35 Min.
	12h 05	487,5	285			
	12h 25	375	270			
	12h 30	375	270			
4)	3h 45	525	412,5	247,5	120	2 Stunden 45 Min. ebenso nach 48 Stunden
	3h 57	495	360			
	4h 12	382,5	345			
	4h 25	300	307,5			
	4h 50	300	300			
	5h 05	300	292,5			
	6h 30	277,5	292,5			
5)	9h 30	615	390	337,5	90	1 Stunde 33 Min. ebenso nach 48 Stunden
	9h 37	562,5	390			
	9h 57	300	307,5			
	11h 03	277,5	300			
6)	9h 35	525		225		2 Stunden 35 Min.
	12h 10	300				
7)	10h 38	562		262		1 Stunde 32 Min.
	12h 10	300				
8)	1h 00	562		262		30 Min.
	1h 30	300				

Man sieht aus dieser Tabelle, daß in der ersten halben Stunde die Schrumpfung am kräftigsten ist.

Da die *Schistostega*-Sporogone keine Apophyse haben, ist die Längenbestimmung dadurch etwas erschwert, daß die Grenze zwischen Kapsel und Stiel nicht immer genau fixiert werden kann. Auch führt das Sporogon beim Austrocknen Drehbewegungen aus. Doch dürften etwaige kleine Fehler durch die Zahl der Messungen ausgeglichen sein.

Es erscheint uns wahrscheinlich, daß die Verbreitung der Sporen durch Tiere erfolgt. Zwei Jahre nach der Auffindung des Standorts A bemerkten wir in der Nähe desselben *Schistostega*-pflanzen und *Linzenprotonema* in einer tiefen kleinen Kluft, wohin das Moos sicher

erst innerhalb dieser zwei Jahre gekommen war. Die kleine Schlucht liegt schräg über dem Standort A und ist mit diesem durch einen schräg aufwärts verlaufenden Erdgang verbunden. Wasser kann hier für die Verbreitung der Sporen nicht in Betracht kommen und näher als die Annahme einer Windverbreitung liegt hier die durch kleine Tiere, Käfer usw., wie solche reichlich auf den Rasenstücken festgestellt wurden.

c) Verhalten der Schistostega gegen Austrocknung.

Während das oberirdische Portonema gegen Austrocknung sehr empfindlich ist, können die Moospflanzen Trockenheit eine Zeitlang ertragen. Sie sind schwer benetzbar. v. d. Dunk gibt einen dünnen wachsartigen Überzug auf den Blättern an (S. 44), der die Pflanzen wohl auch gegen schnelle Verdunstung schützt.

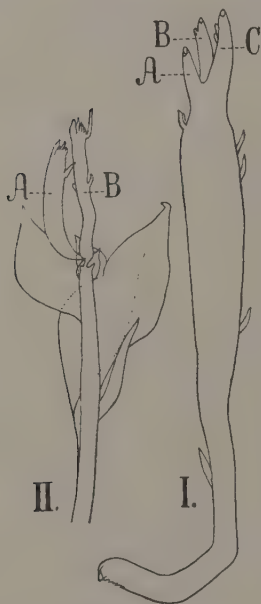


Fig. 4.

I. Spargelähnlich verdickter Sproß mit drei fast blattlosen Ästen. A, B, C.

II. Schistostegasproß mit zwei Adventivsprossen. A. u. B.

Zwei Orientierungsversuche zeigten, daß die Moospflanzen einen mehrstündigen Aufenthalt im Exsikkator ganz gut überstehen. Sie wurden in mit Sand gefüllten Töpfchen in den Exsikkator gebracht und Topf A nach 26, Topf B nach 57 Stunden wieder herausgenommen. Der Sand war staubtrocken geworden und die Räschen von ihm ganz losgelöst. Die Pflanzen waren sehr stark verkrümmt, aber grün. Sie boten einen Anblick, wie ihn die Pflanzen im Freien nach längerer Frost zeigten. Jedoch erholten sich die Pflanzen wenigstens dem Aussehen nach wieder. Ob sie nicht in ihrer Organisation doch geschädigt waren, bleibe dahingestellt; jedenfalls entwickelten sich die jungen Sporogene des Topfes A weiter und später zeigten beide Töpfe schön entwickeltes Linsenprotonema. Das unterirdische Portonema bildete auch

nach einem 6 tägigen Aufenthalt im Trockenapparat, der die Pflanzen sichtlich schädigte, wieder Linsenprotonema.

Es ist das unterirdische Protonema sicher der Teil der Schistostega, der ungünstige Bedingungen am besten zu ertragen vermag; es scheint sehr widerstandsfähig zu sein. So überstand es z. B. eine zwei-

stündige Ätherbehandlung, als deren Folgen am 11. I. ein Vergilben und Schimmeln der so behandelten Moospflanzen festgestellt wurde. Am 31. I. waren zahlreiche ergrünende Pflanzen zwischen den vergilbten Stengeln zu bemerken.

Der junge in der Calyptra steckende Embryo schrumpft bei Austrocknung stark. Es wurden eine Anzahl Messungen an Embryonen vorgenommen, die 2 Tage im Exsikkator waren¹⁾. Es wurden die ausgetrockneten Exemplare nach der Messung ca. 24 Stunden befeuchtet, dann erfolgte zweite Messung. Die so erhaltenen Durchschnittsmaße von

Embryo + Calyptra betragen:	Trocken	Feucht
	μ	μ
Gesamtlänge (Arch. Hals inbegriffen) 11 Mess.	611,2	755,3
Breite des Bauchteils + Haube 11 Mess.	73,9	105,8
Breite des Fußteils (12 Mess.)	125,6	181,7

Obwohl die Embryonen nach dem Befeuchten völlig ihre normale Gestalt wieder erhielten, fragt es sich doch, ob sie noch lebensfähig waren. Es bleibt noch festzustellen, ob Embryonen, die nach Frosttagen vom Freien geholt werden, auch solche Schrumpfungswerte ergeben. Jedenfalls sind diese durch den Frost einer starken Austrocknung ausgesetzt, wie schon der Habitus der Pflanzen nach Frosttagen zeigt. Jedoch überstehen sie dieselbe gut, sie sind zu jener Zeit ja auch noch ganz von der Calyptra umhüllt.

IV. Vergleichung der Lichtintensität an verschiedenen Standorten.

Von E. Finckh.

Im Laufe unserer Untersuchungen erschien es wünschenswert, die Lichtverhältnisse, unter denen unsere Schistotegakulturen standen, kennen zu lernen und die Grundlagen für relative Vergleichen zu gewinnen. Wir hatten dabei sowohl Änderung der Kulturbedingungen untereinander, als Vergleichen mit den Helligkeitsverhältnissen der natürlichen Standorte im Auge. Mit Rücksicht auf die weite Entfernung des einen Standorts (Loffenau) und die räumlichen Verhältnisse des andern (Höfen, niedriger Felsüberhang) konnten schwer tragbare, umfangreiche, physikalische Apparate von vornherein nicht in

1) Die Messungen erfolgten Mitte Februar, wo der Embryo noch vollständig von der Calyptra umhüllt ist.

Betracht kommen; wir mußten uns darauf beschränken, mit möglichst einfachen Instrumenten unseren Zweck zu erreichen. Die schwer zugänglichen Mitteilungen Eders konnten wir nicht einsehen, auch die unter anderen Gesichtspunkten ausgeführten Untersuchungen von Wiesner, Cieslar, Lämmermayr, Kästner (Zit. bei Oltmanns, Pflanzenleben des Schwarzwalds) sind uns erst nach Abschluß unserer eigenen Versuche zur Kenntnis gelangt.

Die Instrumente, mit denen wir unsere Versuche in Angriff nahmen, waren der photographischen Technik entnommen. Zunächst in reicher Auswahl für die Bestimmung der Expositionszeit konstruiert, schienen sie uns auch für Stichproben der Lichtintensität überhaupt geeignet.

Die erste Gruppe dieser kleinen Instrumente sind solche, welche Bromsilberpapier der Belichtung aussetzen, solange, bis eine beigegebene Testfarbe erreicht wird. Die hierzu notwendige Zeit kann leicht bestimmt und damit ein relatives Lichtmaß gewonnen werden. Die Schwierigkeit ihrer Verwendung liegt nun aber in dem Umstand, daß die Vergleichung der Schwärzung des belichteten Bromsilberpapiers mit der Testfarbe nicht mit der nötigen Genauigkeit durchgeführt werden kann, auch ist die Empfindlichkeit des verwandten lichtempfindlichen Papiers sehr von äußeren Verhältnissen (Alter der Emulsion, Feuchtigkeit, Temperatur) abhängig und außerdem in verschiedenen Lieferungen nicht übereinstimmend. Nach einigen Vorversuchen wurde deshalb von einer weiteren Verwendung dieser Art von Photometern (Wynnes Infalible und ähnlicher) Abstand genommen.

Ein sehr viel besseres Ergebnis ließ sich mit einer zweiten, in der photographischen Reproduktionstechnik, besonders beim Kohledruck eingeführten Art von Photometern, gewinnen. Die Skala dieser Instrumente wird von Seidepapierlagen gebildet, die in arithmetischer Ordnung an Dichte zunehmen. Die verschiedenstufige Schwächung, welche das Licht beim Durchgang durch diese verschieden starken Papierlagen erleidet, wird, unsere Erfahrung nach, am besten mit einem darunter gelegten, hart arbeitenden Chlorbromsilberpapier bestimmt. Dieses Verfahren ist gegenüber demjenigen der ersten Gruppe umständlicher, da es die Entwicklung und Fixierung des belichteten Papiers zur Voraussetzung hat, dafür sind aber auch die gewonnenen Ergebnisse weit sicherer und können stets wieder zum Vergleiche herangezogen oder reproduziert werden. Erleichtert wird dies durch Ziffern, die in Seidenpapierlagen eingestanzte sind und sich in den Schwärzestufen des Versuchspapiers abbilden. Dieses selbst ist gegen äußere Einflüsse wenig

empfindlich und verhält sich auch in verschiedenen Lieferungen einer und derselben Herstellerfirma (wir verwendeten solches von Bayer) sehr gleichmäßig; diesbezügliche Kontrollen wurden häufig sowohl bei künstlicher wie natürlicher Beleuchtung ausgeführt.

Wünscht man die Lichtintensität zweier oder mehrerer Punkte zu vergleichen, so wird das (in lichtdichter Umhüllung) transportierte Instrumentchen genau die gleiche Zeit (z. B. 5 Minuten) dem Licht exponiert, dann wieder umhüllt und die notwendige Verarbeitung zu Hause in der Dunkelkammer ausgeführt. Arbeitet man mit nur einem Instrument, so ist es notwendig, die Versuche möglichst rasch hintereinander vorzunehmen, damit sich die Lichtintensität inzwischen möglichst wenig ändert. Besonders günstig sind naturgemäß gleichmäßig trübe oder gleichmäßig helle Tage, insbesondere um die Zeit des astronomischen Mittags, zu welcher die Intensitätsänderung ohnehin unmerklich ist und durch entsprechende Gruppierung der Belichtungen ganz ausgeschaltet werden kann. Es ist übrigens ein leichtes, sich selbst eine Anzahl derartiger Instrumente herzustellen, die bei Verwendung des gleichen Seiden- und photographischen Papiers völlig unter einander übereinstimmen. Der Grad der Empfindlichkeit läßt sich durch die Wahl des photographischen Papiers, die Stärke der Seidenpapierlagen, etwaige Bedeckung mit Celluloidgelbfolien nach Belieben verändern; ein großer Vorzug ist es, verhältnismäßig lange Belichtungszeiten verwenden zu können, wodurch die Bestimmungsfehler gegenüber der ersteren Art, wobei es sich in der Regel nur um wenige Sekunden Exposition handelt, augenfällig und erheblich vermindert werden.

Im Verfolg unserer Untersuchungen hatten wir auch Gelegenheit, Versuche mit einem Eder-Hechtschen Graukeilphotometer anzustellen. Die lichtabsorbierende Substanz wird hier anstelle verschiedener Seidenpapierlagen von einer Masse gebildet, welche die Form eines flach ansteigenden Keiles hat, so zwar, daß sie am dünnen Ende glasklar durchsichtig, am dicken tief schwarz ist. Die Übergänge sind kontinuierlich, da eine bestimmte mathematische Kurvenform der Form des Keils zugrunde liegt. Der Keil enthält in regelmäßigen Abständen Skalenstriche, die sich auf dem zu verwendenden photographischen Papiere abzeichnen. So einwandfrei nun in physikalischem und mathematischem Sinn die Konstruktionselemente dieses Photometers gewiß sind, so hat er uns doch keine besseren Dienste zu leisten vermocht als unser oben beschriebenes Instrument. Die Ablesung an der oberen Skalengrenze erschien uns schwierig und zweifelhaft; dazu kommt daß kleine Ablese-

unterschiede schon große Abweichungen in der zahlenmäßigen Bestimmung des relativen Helligkeitswertes zur Folge haben.

Keinen Gebrauch gemacht haben wir bei dem Ederschen Instrument von der Möglichkeit, absolute Werte der Lichtintensität zu erhalten. (Roscoe, Einheiten bei Verwendung eines bestimmten Normalpapiers).

Was nun die praktischen Ergebnisse der Photometrie in der angewandten Form bei unseren Versuchen anlangt, so mögen dieselben hier nur in aller Kürze wiedergegeben sein:

1. Es wurde erreicht, die Belichtung, deren Einwirkung wir bei der Kultur der *Schistostega* prüfen wollten, in vergleichbarer und jederzeit reproduzierbarer Weise photometrisch festzulegen und mit den Lichtverhältnissen des natürlichen Standorts in Beziehung zu setzen.

Unsere Messungen gestatten eine Bezugnahme auf die relativen (und absoluten) Werte des Eder-Hechtschen Photometers.

2. Es wurden Grenzwerte ermittelt, welche als relative Minimalwerte für das Wachstum der *Schistostega* am natürlichen Standort Geltung haben.
3. Bei zwei photometrisch untersuchten Standorten der Sch. wurde — unter gleichen äußeren Versuchsbedingungen — ein Unterschied in der Lichtintensität von 75% festgestellt. Der hellere Standort zeichnet sich durch reichliche Fruktifikation der Pflanze aus, während am dunkleren bisher fast keine Sporogone zu finden waren. Bezüglich der Protonemabildung war annähernd das umgekehrte Verhältnis festzustellen.

Siehe weiter die der Tabelle über Sporogonentwicklung beigegebenen Lichtmessungsergebnisse.

V. Die Kultivierung der *Schistostega* im direkten Sonnenlicht.

Goebel fand, daß die Verschiebung der Blätter der sterilen *Schistostega*-Sprosse unterbleibt, wenn man sie in sehr vermindertes Licht bringt, daß also „für die Verschiebung eine untere (ob auch eine obere?) Grenze der Lichtintensität besteht“ (Organographie, S. 465).

Setzt man die Pflanzen dem direkten Sonnenlicht aus, so unterbleibt die Verschiebung der Blätter ebenfalls mehr oder weniger, letztere behalten aber ihre normale Größe bei. Wir kultivierten Pflanzen

im November in direktem Sonnenlicht im Kalthaus. Die Pflanzen erhielten vorwiegend Oberlicht. Der Versuch wurde am 14. November angesetzt. Die schon älteren Pflanzen zeigten nach 8 bis 14 Tagen weiße Spitzen; sie waren offenbar durch das Licht geschädigt worden. Dagegen entwickelten sich die jungen Pflanzen sehr gut, die Rasen sahen frischgrün aus. Mitte Februar waren ca. 90% der Pflanzen \pm radiär. Auch die jungen Sporogone entwickelten sich zunächst gut weiter. Am 18. I. war bei der Mehrzahl die Haube schon emporgehoben, bei einigen die Sporenkapsel schon etwas angeschwollen. Dann allerdings trat eine Wachstumshemmung ein und am 27. III. war zu verzeichnen: „Kein einziges reifes Sporogon; soviel man sieht, sind die jungen Sporogonien, die ganz rotbraun sind, zugrunde gegangen“. Aber es wurde am gleichen Tag auch konstatiert: „Fast ausschließlich \pm radiäre Pflanzen, in gutem Zustand“. Die Moospflanzen konnten also wenigstens im Winter die Kultivierung im direkten Sonnenlicht vertragen¹⁾. Bei den Versuchen über die Sporogonentwicklung hatten wir noch oft Gelegenheit, das Unterbleiben der Blattverschiebung bei den im direkten Tageslicht gezogenen Pflänzchen zu beobachten. Es traten dabei an den einzelnen Pflanzen aber große Unregelmäßigkeiten auf, d. h. neben ausgeprägt radiärer Blattstellung fanden sich oft auch Übergänge zu der bilateralen. Es war dann nur das eine oder andere Blatt aus der bilateralen Symmetrie verschoben. Leider wurde versäumt, im Lauf des darauffolgenden Sommers und Herbstes darauf zu achten, ob die radiären Pflanzen etwa fertil waren. Es ist aber nicht wahrscheinlich, daß dem so war. Es müßten ja dann bei all den Rasen, die wir im direkten Tageslicht zogen, 90% der Sprosse und mehr als fertile Sprosse angelegt sein, was dem Verhältnis von sterilen zu fertilen Sprossen nicht entspricht. Man könnte dann höchstens annehmen, daß das Licht lauter fertile Sprosse hervorgerufen habe. Aber die Übergangsbildungen von bilateralen zu radiären Sprossen, die wir so oft fanden, lassen uns doch annehmen, daß hier die ausgedehnte direkte Besonnung der Pflanzen eine Verschiebung der Blätter ebenso hemmte, wie dies die abgeschwächte Beleuchtung tat.

VI. Verzweigungen bei *Schistostegasprossen*.

Wie schon v. d. Dunk (S. 33 ff) fanden auch wir häufig verzweigte *Schistostegasprosse*. Doch führten die dabei sich ergebenden Beobachtungen zu einer anderen Auffassung der Gestaltungsverhält-

1) Allerdings wurde durch Jalousien soviel als möglich abgeschattet.

nisse als die v. d. Dunksche. Die ersten Verzweigungen, die auftraten, entstanden in Kulturen, die reichlich Feuchtigkeit, aber wenig Licht zur Verfügung hatten. Die Rasen waren stark zurückgegangen, dafür das Linsenprotonema schön entwickelt. Dort bildeten sich spargelähnliche, mehr oder weniger blattlose Sprosse (s. Fig. 4, I) (oft als Verlängerung gewöhnlicher bilateral symmetrischer), die sich teils verzweigten, teils unverzweigt blieben. Es verzweigten sich aber auch Sprosse, die nicht spargelähnlich verdickt waren. Es zeigte sich jedenfalls deutlich, daß hier abnorme Wachstumsverhältnisse eingegriffen hatten. Einer der untersuchten verzweigten Sprosse erregte nun besonderes Interesse. Er hatte zwei Sprosse 2. Ordnung gebildet. Der eine davon bildete die Verlängerung des Hauptsprosses; er saß mit einem kurzen Zwischenstück dem vorderen Ende des Hauptsprosses an, so wie die Moosknospe auf einem Portonemafaden sitzt (s. Fig. 4, II). Das Zwischenstück ist nichts anderes als ein 2zelliger Portonemafaden, der an seiner Spitze einen Sproß gebildet hat (s. Goebel, Org. II, S. 791). Der andere Sekundärsproß saß dem ersten ebenfalls mit einer einzigen Zelle (Protonemazelle) an und zwar an dessen unterem Sproßteil (aber nicht am Zwischenstück). Denkt man sich die kurzen Protonemastücke hinweg, so entstehen die Bilder, die die verzweigten Schistostegasprosse im allgemeinen darbieten. Man möchte also annehmen, daß es sich bei den Verzweigungen der Schistostegasprosse um „Adventivsprossungen“ handelt, die dadurch entstehen, daß die Scheitelzelle in ihrem Wachstum zeitweise oder ganz gehemmt wird und andere Zellen korrelativ zu Protonemazellen auswachsen, bzw. gleich zu neuen Sprossen, indem die Protonemabildung unterdrückt wird. Weitere Beobachtungen stützen die Auffassung.

Ein auf einem Stein wachsender Schistostegarasen wurde im Kalt-
haus lange Zeit im Halbdunkel in einer Tonschale kultiviert. Er war mit einer Glasplatte bedeckt. Die Sprosse waren schließlich durch Etiolement sehr lang geworden, ein Teil war an der Spitze umgebogen. Er wurde wohl durch die Glasscheibe im Wachstum gehemmt. An den so kultivierten Sprossen nun traten am oberen Ende reichlich Adventivsprosse auf und es ergaben sich die merkwürdigsten Bildungen. Es zeigten sich auch hier vereinzelt Sprosse, die dem Hauptsproß mit sehr schmaler Basis aufsaßen; einer davon hatte an seinem unteren Ende zahlreiche lange Protonemafäden gebildet. Es waren überhaupt Protonemafäden an Sprossen mit beschädigter Spitze öfters in den oberen Teilen festzustellen, man konnte auch Moos-

knospen an solchem Protonema beobachten. An den eben angeführten etiolierten und umgebogenen Sprossen war der Charakter der jungen Sprosse als Adventivbildungen besonders auffällig. Ebenso war es an einem Exemplar aus der erstbesprochenen Kultur, wo das Sproßende sich stark verbreitert hatte und etwa 10 Sprossungen trug. Diese stellten sich teils als echte Sprosse dar, teils auch als blattartig verbreiterte Gebilde, deren Blatt- oder Sproßnatur nicht ohne weiteres klar war. Solche vom normalen Sproß abweichende Bildungen kamen aber bei den gehemmten Pflanzen öfters vor. Mißbildungen zeigten sich übrigens auch an manchen Sporogonen, die entweder an der Kapsel oder am Stiel einen kleinen Auswuchs zeigten.

Es scheint, daß die Zellen der *Schistostegasprosse* einer Weiterentwicklung in großem Maße fähig sind und daß diese Weiterentwicklung dann in Erscheinung tritt, wenn die Scheitelzelle irgendwie im Wachstum gehemmt wird. Die Zellen können zu Protonema auswachsen¹⁾ oder der Protonemafaden bleibt sehr kurz und entwickelt an seiner Spitze eine Moosknospe. Meist aber unterbleibt die Protonemabildung überhaupt und es entsteht sofort ein neuer Sproß. Es ist hier derselbe Vorgang angenommen, wie der, den Goebel im Org. II, S. 792 für *Fissidens bryoides* schildert.

Daß die Verzweigung mit der Antheridienbildung in ursächlichem Zusammenhang steht, wird im Gegensatz zu der v. d. Dunkschen Auffassung hier also nicht angenommen. Ein Sproß ist doch morphologisch etwas ganz anderes als ein Antheridiumstiel, aus dem v. d. Dunk die Seitensprosse hervorgehen läßt (a. o. O., S. 36). Es wird der Grund für die Verzweigungen vielmehr in einer Wachstumshemmung der Scheitelzelle gesucht, die vielleicht im Zusammenhang steht mit dem gesteigerten Licht, und dadurch einem „Überfluß“ an organischen Nährstoffen, die den Pflanzen in den Sommermonaten zur Verfügung steht²⁾. Damit steht nicht im Widerspruch, daß in unseren im Halbdunkel gehaltenen Kulturen die Verzweigungen auftraten; in beiden Fällen wird eine Wachstumshemmung der Scheitelzelle angenommen, die die anderen Zellen korrelativ zur Weiterentwicklung anregt.

Die „nackten“ Antheridien, die v. d. Dunk an den verzweigten Sprossen feststellte und die auch wir oft beobachteten, werden hier

1) S. auch die Beobachtung Goebels, daß die Scheitelzelle als Protonemafaden auswachsen kann.

2) Im Jahre 1922 erreichte das Leuchtprotonema den Höhenpunkt seiner Entwicklung im Mai und Juni. Es wurden in dem trockenen Sommer 1923 reichlich Verzweigungen am Standort festgestellt.

aus der Reduktion von Seitensprossen abgeleitet, analog den durch Leitgeb und Goebel untersuchten Vorgängen bei *Sphagnum* und *Fontinalis* (Org. II, S. 847). Wie schon erwähnt, konnten wir öfters gänzlich blattlose Seitensprosse feststellen. Wird nun die Scheitelzelle eines solchen Seitensprosses direkt zum Antheridium und verkürzt sich der Sproß, so kommen wir zu Bildungen, die aus einem kurzen Sproßstück bestehen, das an seinem Ende in ein Antheridium übergeht. Solche Bildungen waren mehrere Male festzustellen. Wird das Sproßstück auf wenige Zellen reduziert, so entsteht das sitzende Antheridium.

Entsprechend dem Beobachtungsmaterial werden hier also die Verzweigungen aufgefaßt als durch Teilung von Zellen entstanden, die korrelativ zur Weiterentwicklung bzw. Protonemabildung angeregt wurden. Der Protonemafaden kommt meist nicht mehr zur Entwicklung, sondern es entstehen gleich die Sprosse.

Die sitzenden Antheridien werden als das letzte Glied reduzierter Seitenäste betrachtet.

Zusammenfassung.

1. Einige neue Standorte werden beschrieben, denen gemeinsam ist, daß sie nach NO orientiert sind und daß die Pflanzen bzw. das Protonema über den Regentrauf nicht hinausgehen.

2. Fast tägliche Beobachtungen am Standort ergaben, daß das Leuchten durch den Frost im Winter zum Verschwinden gebracht wird. Es liegt wohl eine Vertrocknungserscheinung des Leuchtprotonemas vor. Im Jahr 1921 erreichte das Leuchten am Standort im Mai und Juni seinen Höhepunkt; im Juli wurde es durch die heranwachsenden Moospflanzen zurückgedrängt. — Die Moospflanzen erwiesen sich gegen den Frost ziemlich widerstandsfähig. Sie sind am Standort im Winter der Gefahr der Verschüttung ausgesetzt, das Moos breitet sich aber auf den Sandschüttungen wieder aus.

Bei der Sporogonentwicklung wurde die bekannte Wachstumsverzögerung festgestellt, die Sporogone öffneten sich erst im Mai.

3. Weniger die Moospflanze als das oberirdische Protonema ist gegen direkte Benetzung mit Regenwasser offenbar sehr empfindlich. Leuchtprotonema fanden wir stets nur in regengeschützten Höhlen und Vertiefungen.

4. Die Sporogonentwicklung konnte durch Kultur der Pflanzen im Gewächshaus beschleunigt werden. Es ergibt sich aus den Versuchen, daß ab Januar die Sporogone im Freien nur durch äußere Faktoren an der Weiterentwicklung gehemmt werden, während das Wachstum

im November z. B. viel schwerer zu beeinflussen ist. Die gleichmäßige Feuchtigkeit und das Licht wirkten im Gewächshaus wohl in erster Linie als Reiz, während starke Wärme eher als hemmend angesehen werden kann.

5. Es ist bei *Schistostega* ein sehr vereinfachter Annulus vorhanden. Die Öffnung erfolgt durch Schleimabsonderung offenbar in die Membranen der Annuluszellen und durch die daraus sich ergebenden Spannungsdifferenzen.

Die Entleerung der Sporogone geschieht dadurch, daß die Urne stark schrumpft. Dabei quellen die Sporen heraus und sitzen als zusammengeballte kleine Massen auf der geöffneten Kapsel. Die Verbreitung erfolgt wahrscheinlich durch Tiere.

6. Gegen Austrocknung ist das oberirdische Protonema sehr empfindlich, weniger die Moospflanze, die einen mehrstündigen Aufenthalt im Exsikkator ertragen kann. Am widerstandsfähigsten ist das unterirdische Protonema.

7. Die Pflanzen können eine Kultivierung im direkten Tageslicht, wenigstens im Winter, vertragen. Es unterbleibt dann die Verschiebung der Blätter in mehr oder weniger auffallendem Maße. Sie behalten aber ihre normale Größe bei.

8. Es wird hier angenommen, daß es sich bei der Verzweigung der *Schistostega*-Sprosse um Adventivsprossungen handelt, die dadurch entstehen, daß die Scheitelzelle des Hauptsprosses in ihrem Wachstum zeitweise oder ganz gehemmt wird und andere Zellen korrelativ zu Protonemazellen ausgewachsen bzw. gleich zu neuen Sprossen, indem dann die Protonemabildung unterdrückt wird.

Die nackten Antheridien werden als letztes Glied reduzierter Seitenäste betrachtet.

Herrn Geheimrat von Goebel, auf dessen Anregung hin die Arbeit entstanden ist, möchten wir auch an dieser Stelle für sein freundliches Interesse, das er stets an unseren Untersuchungen nahm, unsern besten Dank aussprechen.

Literatur.

- Goebel, Organographie, 2. Aufl., I. u. II. (1913 u. 1915–1918).
v. d. Dunk, K., Monographie des Leuchtmooses. Diss. Frankfurt a. M., 1921.
Wälde, A., „Zur Moosflora der Württemberger Schwarzwaldes“. Jahreshfte des Vereins für vaterl. Naturkunde in Württemberg 1903.

Ein Fall von wahrscheinlicher Symbiose eines Pilzes mit *Marchantia nepalensis*

von H. Chaudhuri, M. Sc., Ph. D. und Rajaram, M. Sc., Pb.,
Department of botany, Panjab university¹⁾.

Mit 2 Abbildungen im Text.

Während der Jahre 1922, 1923 und 1924 wurde *Marchantia nepalensis* in und bei Lahore in großer Zahl gesammelt. Alle kräftig

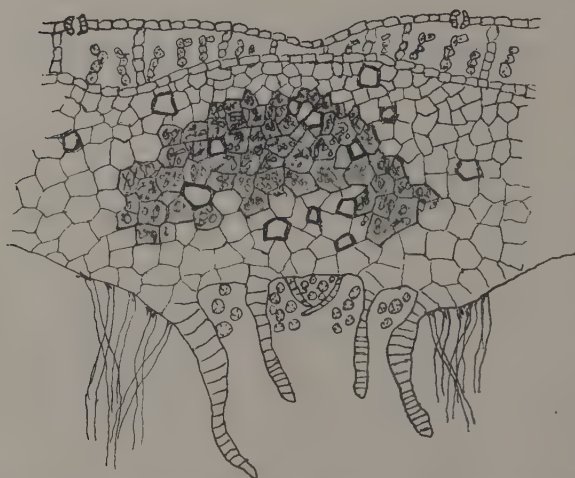


Fig. 1. Querschnitt durch den Thallus von *Marchantia nepalensis* (100 \times). Die mit dem Pilz infizierten Zellen sind dunkler gehalten.

wachsende Pflanzen enthielten im Thallus einen Pilz. In einigen Fällen wuchsen diese Lebermoose in tonigem, in anderen in sandigem Boden am Ufer der Flusses Ravi. Im Laboratorium wurden sie in Töpfen und auf mit normaler Nährlösung getränktem Filtrierpapier gezogen; sie wuchsen kräftig.

Die ziemlich umfangreiche Literatur über die in Lebermoosen — namentlich in Marchantiaceen — gefundenen Pilze sei hier nicht erwähnt²⁾.

Der Pilz fand sich nur im Gametophyten. Er ist beschränkt auf eine Zone unter den Luftkammern. Die Hyphen sind verzweigt und innerhalb der Zellen gewunden. Chlamydosporen in Gestalt dickwandiger kugeligter Zellen wurden zuweilen angetroffen. Die Wirts-

1) In der Übersetzung sind kleine Kürzungen eingetreten und die Literaturangaben des Originals weggelassen.

D. Herausgeber.

2) Vgl. z. B. die bei Goebel, Organographie, 2. Aufl., S. 156 angeführten Abhandlungen.

zellen befallen nicht nur Zellkern und Zytoplasma, wie Golenkin für *March. palmata*, *paleacea* u. a. angegeben hat, sondern die Zellwände werden verdickt und gefärbt. Die infizierte Zone zeigte zuweilen deutliche Purpurfarbe.

Der Pilz fand sich in allen gut wachsenden gesunden Pflanzen. Schon in sehr jungen Pflanzen war er vorhanden, nicht aber in den Brutkörpern innerhalb der becherförmigen Behälter. In manchen der daraus entstandenen Pflänzchen konnte der Pilz in den untersten Zellen des Thallus und sogar in den Rhizoiden nachgewiesen werden, später verschwand er aus diesen Teilen und fand sich nur in der oben für ältere Pflanzen erwähnten Zone. Der Pilz wurde oft wiederholt aus der Wirtspflanze isoliert; es trat immer dasselbe sterile Myzel auf. *Marchantiapflanzen* wurden sorgfältig gewaschen (wobei das destillierte Wasser mehrmals gewechselt wurde), in Alkohol getaucht und abgesengt. Dann wurden aseptisch hergestellte Schnitte auf Agarplatten in feuchte Kammern (sterilisiertes Filtrierpapier in Petrischalen) gelegt. Diese wurden in einer Temperatur von $20-22^{\circ}\text{C}$ gehalten. Die Pilzhyphe wuchsen stets am 3., 4. oder 5. Tage aus dem Wirtsgewebe hervor. Dann wurden neue Kulturen auf geeigneten Flächen und Platten gemacht. Sporenbildung wurde bis jetzt nicht erzielt. Frische Brutkörper (aus den Bechern) wurden leicht infiziert, wenn sie auf feuchtes Filtrierpapier auf das Pilzhyphe gebracht waren, übertragen wurden. Letztere drangen dann in die Rhizoiden ein.

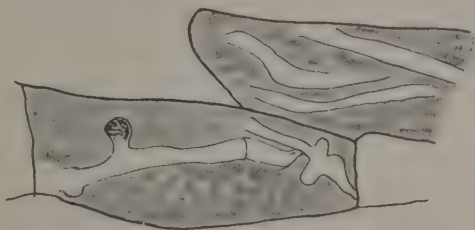


Fig. 2. Zwei Zellen mit Pilzhyphe (600 \times).

Die Verf. versuchten die Beziehungen zwischen Pilz und *Marchantia* zu ermitteln. Junge pilzfreie *Marchantien* wurden aseptisch in besonderen Behältern und sterilisierten Petrischalen gezogen. Dazu wurden junge Brutkörper aus dem Bechern mit sterilisierten Pinzetten entnommen und in sterilisierte Petrischalen gebracht. Einige davon enthielten feuchtes Filtrierpapier, andere sterilisierten Boden vom Standorte der *Marchantien* einerseits und feuchtes Filtrierpapier mit Pilzkulturen und unsterilisiertem Boden andererseits. Das Filtrierpapier war in allen Fällen mit normaler Nährlösung getränkt. Überall, wo der Pilz abwesend war, entwickelte sich *Marchantia* normal aber ver-

trocknete bald, ohne Sporophyten hervorzubringen. Das geht aus folgender Tabelle hervor.

Boden		Zeit der Aussaat	Nach 3 Wochen	Nach 4 Wochen	Bemerkungen
Steriler Sandboden		2. Juli	4 mm	4 mm	2,3 oder 4 Rhiz.
„ Tonboden		30. Juli	4 mm	4 mm	2,3 oder 4 Rhiz.
Unster. Sandboden		2. Juli	5 × 7 mm	6 × 9 mm	dicke Rhizoidien
„ Tonboden		30. Juli	5 × 7 mm	6 × 9 mm	dicke Rhizoidien

Die Angaben in der obigen Übersicht beruhen auf zahlreichen Beobachtungen. Der Durchschnitt wurde nach Beseitigung des wahrscheinlichen Irrtums angegeben. Bei unsterilisiertem Boden wurde darauf geachtet, daß nicht etwa schon Keimpflanzen vorhanden waren.

Mit feuchtgehaltenem Filtrierpapier wurden ähnliche Ergebnisse erhalten. Die Kulturen, denen Pilzmyzel zugesetzt wurde, zeigten Infektion und entwickelten sich normal. Der Pilz wurde auch aus dem Boden, auf dem *Marchantia* wuchs, mit der Verdünnungsmethode isoliert.

Aus den mitgeteilten Versuchen geht hervor, daß *Marchantia nepalensis* sich ohne den Pilz nicht normal entwickeln kann, dieser also für die Wirtspflanze lebensnotwendig ist.

Um zu ermitteln, was die gegenseitigen Beziehungen von Pilz und Wirtspflanze sind, wurde der Pilz auf verschiedenen Nährböden kultiviert. So mit Kartoffelbrei-Agar, Glukose-Agar, Coons' synthetischer Lösung usw. Kulturen auf rotem Laktose-Agar zeigten, daß der Pilz ein Alkaliabscheider ist, aber ein sehr schwacher. Er wächst gut auf Nährböden mit einem P_H -Wert von 6,6—7. Kulturen auf Coons' synthetischem Medium (Magnesiumsulfat, phosphors. Kali, Asparagin und Maltose) zeigten bei Änderungen im Asparagin- und Maltosegehalt oder beim Fehlen eines dieser Körper, daß der Pilz für die geringste Abnahme im Maltosegehalt sehr empfindlich ist und ohne Maltose überhaupt nicht wächst, während das Asparagin erheblich verringert werden konnte, ohne merkliche Änderung im Wachstum des Pilzes. Die Verf. schließen daraus, daß der Pilz wenigstens für die Kohlehydratzufuhr vom Wirt abhängig ist. Was er an die Wirtspflanze abgibt, wurde noch nicht festgestellt. Da diese aber ohne ihn nicht leben kann, so sind wir der Ansicht, daß ein Fall echter Symbiose vorliegt.

Regenerationserscheinungen an Bakteriengallen.

Von Ernst Küster.

Mit 12 Figuren im Text.

Die Gallen, welche sich durch Beimpfung mit *Bacterium tumefaciens* an vielen Wirtspflanzenarten erzeugen lassen, gewinnen für das Studium der Regenerationsvorgänge dadurch besondere Bedeutung, daß an ihnen Adventivorgane — Sprosse und Wurzeln — oftmals in sehr beträchtlicher Zahl erscheinen können.

W. Magnus hat auf diese Erscheinung auf Grund der an *Pelargonium*, *Petunia*, *Sparmannia* und zahlreichen andern Wirtspflanzen erfolgreich durchgeführten Impfungen hingewiesen und hat die von ihm beobachteten Regenerate namentlich auf die an ihnen wahrnehmbaren Formenanomalien hin eingehend beschrieben¹⁾. Später hat E. F. Smith „a new type of crown gall i. e. one containing numerous leafy shoots“ an seinen Impfkulturen entdeckt und in einer tafelreichen Arbeit über das „Embryoma“ der Pflanzen seine Beobachtungen eingehend geschildert²⁾.

Daß Gallen, die sich durch einen leicht kultivierbaren Organismus jederzeit und an Substraten verschiedenster Art binnen wenigen Wochen erzeugen lassen, eine starke Neigung zur Produktion normal und abnorm gestalteter Adventivbildungen aufweisen, ist gewiß eine Feststellung, die für den experimentell arbeitenden Morphologen von größter Wichtigkeit ist. Eine besonders große Überraschung freilich kann jene Feststellung nicht bedeuten: auch andere Gallen sind ja zur Bildung von Adventivorganen befähigt; ich erinnere an die Wurzelbildung, welche an den von *Mayetiola poae* infizierten Halmknoten von *Poa* ein dichtes Geflecht zustande bringt³⁾, — an die Wurzelbildung, zu der sich isolierte

1) Magnus, W., Durch Bakterien hervorgerufene Neubildungen an Pflanzen (Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde, 1915, No. 7, S. 263).

2) Smith, E. F., Embryomas in plants (produced by bacterial inoculations) (John Hopkin's Hospital Bull., vol. 28, No. 319, Sept. 1917, S. 277, w. 53 pts.).

3) Beyerinck, M. W., Die Gallen der *Cecidomyia poae* an *Poa nemoralis* (Botan. Zeitg. 1885, Bd. 43, S. 305).

Pontaniagallen befähigt zeigen¹⁾, — an die Produktion von Adventivblättern und Adventivsprossen bei organoiden Gallen²⁾. Ebenso angezeigt wie der Vergleich der tumefaciens-Gallen mit andern Gallen ist ihr Vergleich mit dem Kallusgewebe. In vielen Fällen, wenn nicht in allen, tragen die tumefaciens-Gallen die morphologischen und histologischen Kennzeichen gewaltig herangewachsener Kallusmassen; daß sie mit diesen auch die Fähigkeit zur Produktion von Vegetationspunkten teilen, kann bei so weitgehender äußerer und innerer Übereinstimmung nicht wunder nehmen. Das Interesse, das die Adventivbildungen der tumefaciens-Gallen beanspruchen, wird freilich durch diese Erwägungen nicht gemindert: die Gallen werden für die Erforschung der Regenerationsvorgänge dadurch wichtig, daß an Pflanzen, welche nach Trauma keine Adventivtriebe gebildet hätten, nach der Impfung und der durch sie bedingten Steigerung der Kallusbildung die Bedingungen für Adventivorganbildung offenbar günstiger werden. Es wird weiterhin zu prüfen sein, ob die nach der Gallenbildung wirksamen inneren Bedingungen auch die Qualität der Regenerate merklich verändern.

Unvorteilhaft für das Studium der an tumefaciens-Gallen sich abspielenden Regenerationserscheinungen ist der Umstand, daß selbst an denjenigen Gallen, die sehr kräftige Entwicklung zeigen und viele Vegetationspunkte entstehen lassen, die Bedingungen für die weitere Entwicklung der neuen Sprosse ungünstig zu sein pflegen. Hierauf hat auch W. Magnus a. a. O. schon hingewiesen. Bei sehr vielen tumefaciens-Gallen fällt auf, daß sie — auch bei Kultur unter günstigen Außenweltbedingungen — nach einigen Wochen oder Monaten absterben und krümelig zerfallen³⁾. Die auf den Gallen entstandenen Adventivsprosse sieht man meist schon vorher, während ihr Mutterboden noch völlig frisches Aussehen hat, ihr Wachstum einstellen und zugrunde gehen. Die Kurzlebigkeit der an Kallusgeweben entstehenden Adventiv-

1) Beyerinck, M. W., Über das *Cecidium* von *Nematus capreae* auf *Salix amygdalina* (Botan. Zeitg., 1888, Bd. 46, p. 1). Vgl. auch Küster, E., Gallen der Pflanzen, 1911, S. 309.

2) Küster, E., Gallen der Pflanzen, 1911, S. 116 ff.

3) Die Tatsache, daß viele tumefaciens-Gallen spontan absterben, muß bei Bewertung eines von Gosset u. a. mitgeteilten Befundes berücksichtigt werden, nach welchem die an Pelargonien erzeugten Gallen (s. u.) durch Behandlung mit magnetischen Wellen hoher Frequenz abgetötet werden können (vgl. Gosset, Gutmann, Lakhovsky & Magrou, *Essais de thérapeutique du „Cancer expérimental des plantes“*, Compt. Rend. Soc. Biol. 1924, T. 91; zitiert nach Fr. Weber, Krebs, Die Umschau, Jahrg. 28, 1924, H. 47, S. 910).

sprosse ist nun freilich, unabhängig von tumefaciens-Impfung und -Gallenbildung, oft festzustellen und wird namentlich dann beobachtet, wenn die neuen Sprosse allzu dicht gedrängt nebeneinander entstanden waren. Offenbar sind auf den tumefaciens-Gallen neben den korrelativen noch andere Hemmungen für die Entwicklung und das Schicksal der Adventivtriebe maßgebend.

Besonders zahlreiche erfolgreiche Impfungen und besonders mannigfaltige Reaktionen der Organbildung habe ich an der Tomate durchführen und beobachten können. Für eifrige Unterstützung bei meinen Arbeiten sage ich Herrn Dr. Erich Schneider besten Dank. Von Interesse scheinen mir die ersten Äußerungen regenerativer Tätigkeit, mit welchen ich nach Beimpfung kleinfrüchtiger Tomaten (*Solanum lycopersicum* f. *cerasiforme*) bekannt wurde. Das kallusähnliche Gallengewebe hat keine glatte, sondern eine grobwarzige, mit vielen kleinen Buckeln bedeckte Oberfläche, wie es sich auch bei sehr vielen anderen tumefaciens-Wirten beobachten läßt¹⁾. Schon bei makroskopischer Betrachtung fällt auf, daß die meisten von diesen Höckern kahl, einige aber deutlich behaart sind (Fig. 1). Mit den „Wundhaaren“ der Kallusgewebe²⁾ dürfen diese Haare nicht ohne weiteres gleichgestellt werden: sie haben durchaus die typische, vielzellige Bildung, wiederholen sehr regelmäßig stets gleiche Formen, laufen mit scharfer, häufiger noch mit drüsenkopfförmlich gerundeter Spitze aus; selten fand ich die kurzen, mit mehrzelligem Kopf versehenen Drüsenhaare der normalen Tomatenepidermis; auf manchen Individuen in großer Zahl sah ich teratologisch deformierte, gegabelte Haare auftreten.

Bei den behaarten Gewebenhöckern, deren Epidermis noch die von anderen Gallenepidermen her bekannte³⁾ Unregelmäßigkeit des zelligen Baues aufweist, mag es zweifelhaft bleiben, ob man es in ihnen mit Kallusproliferationen mit ungewöhnlich weitgehender Epidermisregeneration zu tun hat, oder ob bereits adventiv entstandene Organe vorliegen, deren Form und Entwicklung freilich sich mehr oder minder von den an Adventivsprossen gewöhnlich erkennbaren unterscheiden⁴⁾.

1) Vgl. Smith' Tafeln, a. a. O.

2) Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., 1925, S. 95.

3) Vgl. Küster, Gallen der Pflanzen, 1911, S. 208.

4) Absichtlich bin ich hier nur auf die in der Mitte einer tumefaciens-Geschwulst sichtbaren behaarten Höcker eingegangen; die mikroskopische Untersuchung läßt keinen Zweifel daran, daß es sich bei ihnen um Epidermisneubildungen handelt, und keine Abkömmlinge der normalen Epidermis die in Rede stehenden Trichome liefern. Anders steht es bei den an der Peripherie der

Bei den von mir benutzten großfrüchtigen Tomatensorten ist der tumefaciens-Wulst zwar ebenfalls oft stark gekörnt; haartragende Höcker habe ich bisher niemals an ihnen finden können; vielmehr entspricht ihr histologischer Bau auch hinsichtlich der Epidermis durchaus dem des typischen epidermislosen Kallus¹⁾.

Die regenerativen Leistungen dieser Gallen äußern sich meist in der Bildung vereinzelter Vegetationspunkte (etwa fünf bis zwanzig); viele Individuen freilich entwickeln trotz starker Gewebeproliferation selbst in

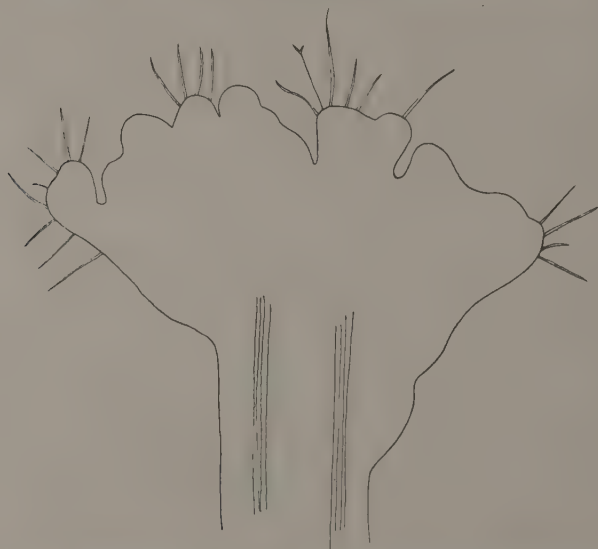


Fig. 1. Galle des *Bact. tumefaciens* auf *Solanum lycopersicum* cerasiforme; Längsschnitt. Von den Gewebehöckern, welche auf der noch jugendlichen (etwa drei Wochen nach der Impfung untersuchten) Galle entstanden sind, tragen einige kräftige Behaarung.

mehr als zehnwöchentlicher Gallenentwicklung keinen einzigen Vegetationspunkt.

Die ersten Organe zeigen oft einen auffallenden blauvioletten Ton (Anthozyangehalt in einer oder mehreren subepidermalen Schichten); die Entwicklung der Adventivprosse ist bemerkenswert träge und bleibt oftmals ganz stehen: die jungen Organe sterben ab und vertrocknen.

Gallenscheiben entstandenen Höckern, die fast stets starke Behaarung aufweisen; zum mindesten ist bei vielen von ihnen deutlich, daß ihre haartragende Epidermis von der normalen des Mutterorgans stammt und von dieser sich hauptsächlich durch die blasige Vergrößerung der einzelnen Zellen unterscheidet (vgl. Fig. 1).

1) Küster, Pathol. Pflanzenanatomie, 3. Aufl., 1925, S. 94.

In anderen Fällen nimmt nach einem von inneren Hemmungen aufgehaltenen Wachstum der frühesten Phasen die Entwicklung der Triebe später einen flotteren Verlauf. Wie an anderen Arten sitzen auch bei den tumefaciens-Gallen der Tomate die Adventivtriebe oft mit zwiebelartig verbreitertem Grunde ihrem Mutterboden auf; mir schien eine kräftige Entwicklung dieser Verdickung im allgemeinen auf eine flotte weitere Entwicklung der Adventivtriebe hinzuweisen.

Das Wachstum der tumefaciens-Gallen erfolgt zuweilen in mehreren Schüben insofern, als bei manchen Versuchspflanzen an irgendwelchen Teilen der Gallen in späteren Stadien der Entwicklung (etwa 6 Wochen nach der Impfung) neue energische Gewebebildung einsetzt, so daß auf dem schon vorliegenden Gallengebilde eine zweite Schicht sich aufzubauen scheint (Fig. 2). An ihr scheinen für Regenerationsvorgänge die Bedingungen günstiger zu sein als an dem unteren Sockel (Fig. 2, I).

Ich beobachtete, daß Adventivsprosse der Tomatengallen selbst dann noch, wenn sie bereits mehrere Blätter entwickelt und eine Länge von 8—10 cm erreicht haben, ohne ersichtlichen äußeren Grund absterben und vertrocknen können. In einigen wenigen Fällen sah ich die Triebe saftreich und gesund bis zu einer Länge von ca. 35 cm gedeihen; die Versuche wurden hiernach abgestellt. —

Auch Blattstiele der Tomate reagieren auf tumefaciens-Impfung mit Gallenbildung. Blattbürtige Adventivsprosse¹⁾ habe ich bisher auf infizierten Stielen und Spindeln niemals entstehen sehen, zweifle aber nicht, daß bei Kultur unter günstigeren Bedingungen oder bei Bevorzugung anderer Sorten auch an Blättern sich sproßtragende tumefaciens-Gallen werden erzeugen lassen. —



Fig. 2. Galle des *Bact. tumefaciens* auf *Solanum lycopersicum esculentum*; Längsschnitt. Nach erneutem Einsetzen des Wachstums ist zu dem Gewebesockel I ein deutlich abgesetzter Aufsatz II hinzugekommen. Auf ihm sind zahlreiche Adventivsprosse entstanden.

1) Vgl. Linsbauer, K., Über blattbürtige Knospen bei *Lycopersicum* (Österr. botan. Zeitschr., Bd. 73, 1924, S. 191).

Die Mitteilungen W. Magnus' und E. F. Smith' und die eigenen Erfahrungen lassen mich annehmen, daß die hier geschilderten Modi regenerativer Organbildung an tumefaciens-Gallen sich bei vielen Wirtsarten wiederholen. Über einige Fälle, in welchen sich mit Hilfe der tumefaciens-Methode Regenerationserscheinungen besonderer Art erzielen ließen, soll im folgenden berichtet werden.

1. Über abnorm gestaltete Regenerate.

W. Magnus macht a. a. O. auf die Formanomalien aufmerksam, durch welche ihm viele Adventivbildungen seiner tumefaciens-Gallen auffielen; er berichtet von Verzweigungsanomalien, von Verbänderungen, Aszidien,

(Fig. 3—12. Regenerate an *Taraxacum*-Wurzelstecklingen.)

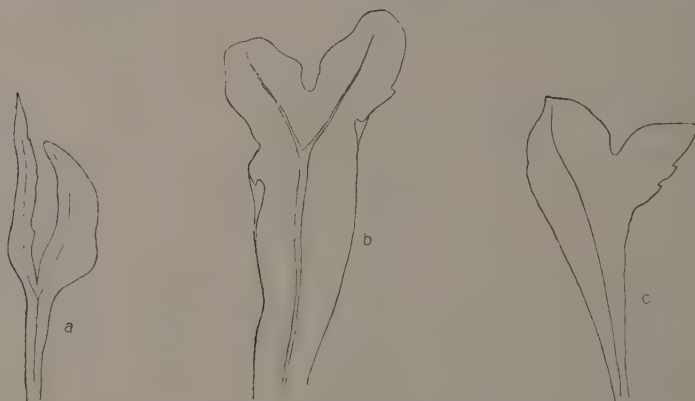


Fig. 3. Zweispitzige Blätter. Nat. Gr.

von Gebilden, die durch Verwachsung von zwölf Blättern entstanden waren usf.

Derartige teratoide Bildungen verdienen gewiß unser Interesse; doch darf bei Behandlung der Frage, welchen Einfluß die tumefaciens-Impfung und die Gallenbildung auf die Vorgänge der Regeneration haben, die Bedeutung jener Terata nicht überschätzt werden; auch bei Regenerationen, die ohne vorangehende Infektion zustande kommen, sind eben dieselben Formanomalien häufig.

Unter den von mir untersuchten Objekten haben am meisten die Wurzeln des Löwenzahns (*Taraxacum officinale*) durch Terata meine Aufmerksamkeit gefesselt.

Stücke dieser Wurzeln verheilen, wie bekannt, an der apikalen und basalen Schnittfläche sehr schnell, entwickeln an beiden Seiten einen

oft ansehnlich großen Kallus und lassen — wenn beide Schnittflächen dem Lichte ausgesetzt bleiben — am Sproß- wie am Wurzelpol alsbald zahlreiche Sproßvegetationspunkte entstehen. Vorzugsweise die am Sproßpol liegenden wachsen zu kräftigen Trieben aus. Auch die *Taraxacum*-Wurzeln gehören zu denjenigen reichlich regenerierenden Objekten, bei welchen die Regenerate allerhand Anomalien aufweisen: zweispitzige Blätter und Aszidien sind häufig.

Impft man die Schnittflächen der Wurzelstecklinge beiderseits mit *Bacterium tumefaciens*, so wird der Kallus an beiden Wunden erheblich stärker als bei unbeimpften Exemplaren; auch die Produktion von Adventivsprossen fällt reichlicher aus. An diesen macht sich eine Fülle von teratologischen Formen geltend. Die folgenden Figuren sollen einige von diesen veranschaulichen. Sehr häufig sind zweispitzige Blätter — bald linealisch lanzettlich (Fig. 3a), bald breit und gerundet wie ein sich verzweigendes *Marchantia*-Thallusband (Fig. 3b), — bald symmetrisch (Fig. 3b), bald asymmetrisch (Fig. 3c); seltener sind Aszidien, die zuweilen auf fadendünnem Stiel ihre tütenförmigen Trichter tragen (Fig. 4), oder Blätter, an welchen stellenweise die Spreitensubstanz fehlt, so daß die Mittelrippe bloßgelegt erscheint (Fig. 5). Die nächste Figur zeigt zwei miteinander verwachsene Blätter (Fig. 6a) und erläutert mit zwei in verschiedener Höhe



Fig. 4.

Fig. 4. Langgestieltes Schlauchblatt (Ascidie), monosymmetrisch. 3× vergr.



Fig. 5.

Fig. 5. Lokale Reduktion der Spreite; Entblößung der Mittelrippe. 2× vergr.

geführten Querschnitten die Art und Weise, in welcher sie verwachsen sind; das verbindende Gewebestück kann sich (Fig. 6c) auf eine sehr schmale Brücke beschränken. Die Figur deutet an, daß wie bei allen Spreitendoppelbildungen auch hier korrespondierende Seiten (und zwar im vorliegenden Falle die Oberseiten) einander zugewandt sind. Schließlich sei ein Beispiel für teratologisch geflügelte Blätter erwähnt: Fig. 7a, b und c zeigt Querschnitte durch den stielähnlich verschmälerten unteren Teil einer solchen Spreite und veranschaulicht den Wandel in der Form. Bei Winter- und Frühjahrskulturen, die im Laboratorium und im Kalthaus gehalten worden waren, sah ich solche Anomalien in großer Zahl, bei Sommerkulturen (Kalthaus, Juni und Juli) nur vereinzelt auftreten.

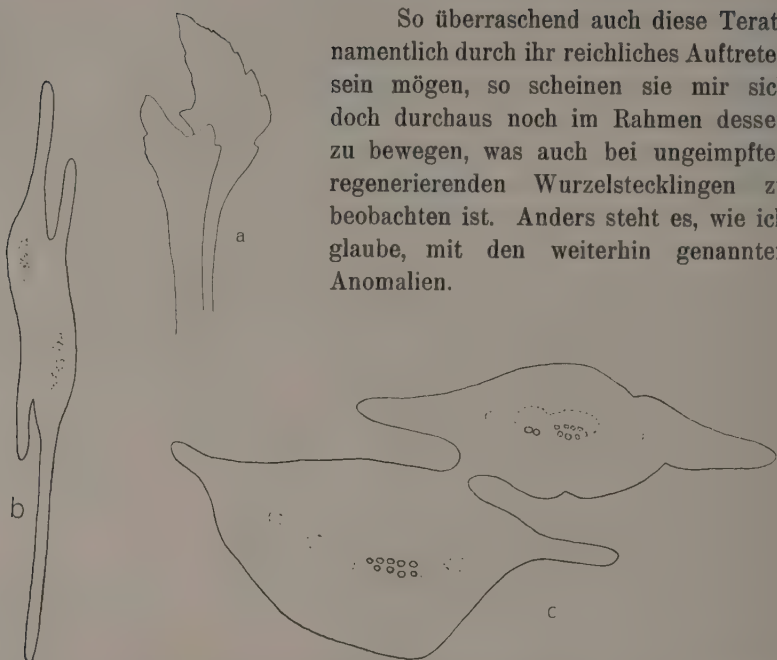


Fig. 6. Zwillingsblatt; *a* Flächenansicht, *b* und *c* Querschnitte in verschiedenen Höhen. *a* etwa $1\frac{1}{2}$ d. nat. Gr.

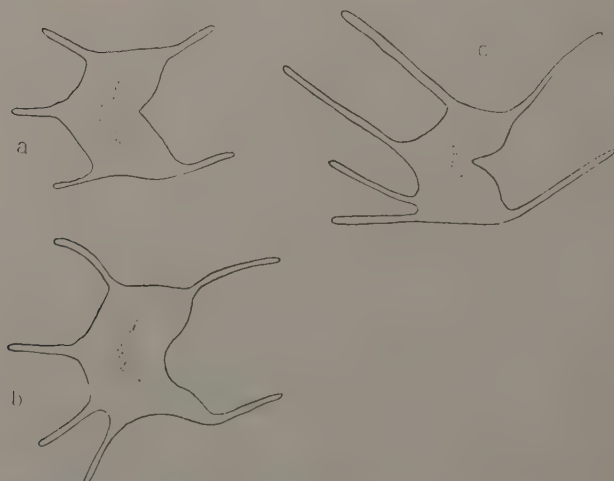


Fig. 7. Geflügeltes Blatt. Querschnitte durch den unteren Teil in verschiedener Höhe; zwischen *a* und *b* 2 cm, zwischen *b* und *c* 1 cm Abstand.

Es ist von Gallen der verschiedensten Art bekannt, daß unter dem Einflusse der Parasiten Gebilde entstehen können, deren Form es schwer macht, zu entscheiden, ob man sie als Blätter oder Sprosse ansprechen soll: ich verweise auf die mannigfaltigen Mißformen, die sich zuweilen in den Wirrzöpfen der Weiden finden¹⁾, — oder auf die schwer analysierbaren Auswüchse, welche *Eriophyes fraxini* an Eschen erzeugen kann²⁾. An den tumefaciens-Gallen der Löwenzahnwurzeln entstehen neben typischen Blättern zuweilen fein zerschlitzte linealische Gebilde, die sich mit Blättern vergleichen lassen, deren Blättzähne besonders starke Entwicklung erfahren, deren Spreiten aber reduziert worden sind (Fig. 8a). Auch diese Erscheinung ist von Gallen her bekannt — ich erinnere an die schlitzblättrigen laziniaten Spreiten der von *Eriophyes*-sp. besiedelten Baldrianblätter, an manche Blatt-
randdeformationen der von *Tetraneura ulmi* infizierten Ulmenblätter³⁾; auch an die drüsigen Emergenzen der Bedegware (*Rhodites rosae* auf Rosenblättern) darf hingewiesen werden. Der Unterschied, der diese Mißformen von normalen Blättern trennt, wird noch auffälliger, wenn auch die flache Spreitenform aufgegeben wird, und ein zylindrischer oder prismenähnlicher Körper entsteht, der sich unregelmäßig aufspaltet und durch allerhand Längsfurchen und -leisten unvollkommen gegliedert wird (Fig. 8b) — es sind Formen, die von den Fasziationen, namentlich ferner von manchen weich parenchymatischen Pilzgallen her bekannt sind (z. B. *Exobasidium lauri*⁴⁾). Man wäre wohl geneigt, die Blattnatur dieser Gebilde zu bezweifeln, wenn nicht die Übergangsformen zwischen ihnen und den normalen Phyllomen

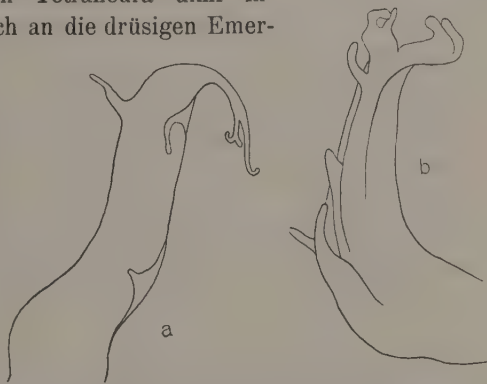


Fig. 8. Ranken- oder hapterenähnlich verzweigte Blätter. Etwa 6× nat. Gr.

mäßig aufspaltet und durch allerhand Längsfurchen und -leisten unvollkommen gegliedert wird (Fig. 8b) — es sind Formen, die von den Fasziationen, namentlich ferner von manchen weich parenchymatischen Pilzgallen her bekannt sind (z. B. *Exobasidium lauri*⁴⁾). Man wäre wohl geneigt, die Blattnatur dieser Gebilde zu bezweifeln, wenn nicht die Übergangsformen zwischen ihnen und den normalen Phyllomen

1) Vgl. Küster, Gallen der Pflanzen, 1911, S. 89, Fig. 27c. In den genannten Weidengallen wiederholen sich übrigens nahezu alle in den Fig. 3—7 oben gezeigten Blattmißformen. Vgl. ferner Buscalioni, L. & Muscatello, G., Coerenze, doppiamenti e altre anomalie fogliari provocati del *Dactylopius citri* Signor. nella *Parkinsonia aculeata* Linn. (Malpighia, Vol. 24, 1911, S. 193.)

2) Küster, a. a. O. 1911, S. 130, Fig. 58.

3) Küster, a. a. O. 1911, S. 90, Fig. 28b.

4) Küster, a. a. O. 1911, S. 57, Fig. 15; dort weitere Literaturangaben.

für jene sprächen, und wenn nicht in demselben Sinne auch die Stellung der normalen horn- und geweihähnlichen Stücke Zeugnis ablegte. Die in Fig. 9 skizzierten Gebilde halte ich für drei (1. 2. 3.) „Blätter“; alle sind gekrümmt und abenteuerlich verzweigt oder bedornt.

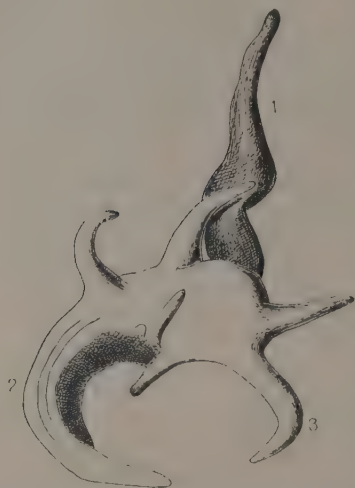


Fig. 9. Gruppe von verzweigten, prismatischen oder zylindrischen Blättern (1. 2. 3.). Etwa $4\times$ nat. Gr.

Weitere auffallende Eigenschaften der genannten Körper, die zwischen thallosen und foliosen Organen die Mitte zu halten scheinen, zeigt in vielen Fällen ihr Querschnitt: der Umriss ihrer Querschnitte ist tief gelappt; von blattartiger Struktur ist kaum noch etwas zu erkennen. Palisaden werden nicht mehr entwickelt; doch ist auf der Oberseite wenigstens noch eine blaßgrüne Gewebeschicht zu erkennen. Wie an die soeben schon genannten Pilzgallen erinnern solche Formen an die unregelmäßigen Gewebehöcker und -leisten mancher Milbengallen — z. B. des *Eriophyes fraxinicola* (auf *Fraxinus*), des *E. avellanae*

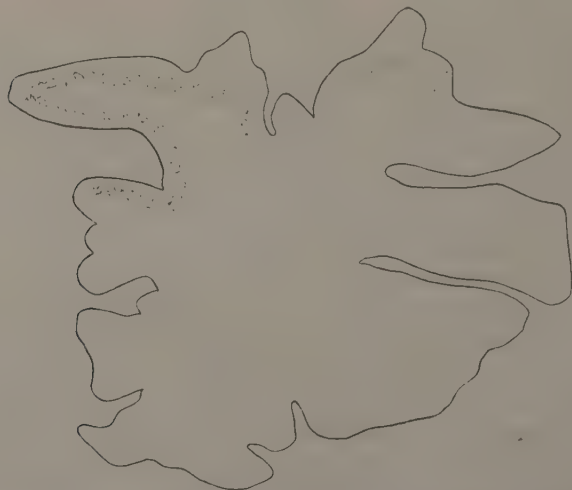


Fig. 10. Querschnitte durch ein Blatt; auf der Oberseite (durch Punktierung angedeutet) ist chlorophyllreiches Gewebe entwickelt.

(auf Knospenschuppen von *Corylus*), des *Phyllocoptes populi* (auf *Populus tremula*, „*Erineum populinum*“) u. a.¹⁾ Im wesentlichen die gleichen Formen begegnen uns bei den seltsam verzweigten Gewebzapfen, von welchen Fig. 11 eine Probe darstellt, und bei welchen es zweifelhaft bleiben mag, ob sie besser als mißgeformte Sproßvegetationspunkte oder als regellos verzweigte und gelappte Blattgebilde anzusprechen sind; sie gleichen durchaus den schon früher zum Vergleich herangezogenen Produkten des *Eriophyes fraxini*²⁾.

Das höchste Maß der Abnormität erreichen Regenerate von der in Fig. 12 dargestellten Art. Die Blätter sind zu kurzen (2—4 mm), fleischigen Zungen geworden und sind über und über mit spitzen Zapfen von wechselnder Form und Länge ausgestattet; sie erinnern an die mit ähnlichen Zapfen besetzten Früchte der *Asclepias syriaca* oder mancher Kukurbitazeen (*Momordica*). Analoga sind auch für diese Bildungen aus dem Formenreich der Gallen bekannt; ich erinnere an die Wiederholung der Blattrandstrukturen³⁾ auf den Blattflächen, wie sie die Gallen der *Perrisia crataegi* kennzeichnet; auch die vorliegenden *Taraxacum*regenerate bekommen ihre charakteristische Oberfläche dadurch, daß an allen ihren Teilen sich Blatzzähne oder blattzahnähnliche Vorsprünge und Spitzen entwickeln. Übergänge zwischen den in Fig. 12 dargestellten und vielen anderen, den normalen Spreiten ähnlicheren Mißbildungen rechtfertigen diese Deutung. — In manchen tumefaciens-Versuchsserien waren Bildungen der beschriebenen Art häufig, in anderen fehlten sie ganz; über die Bedingungen, welche

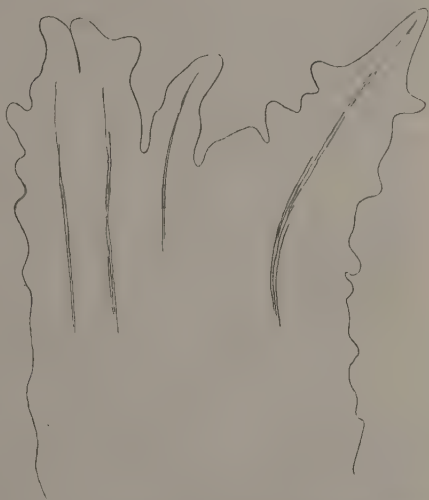


Fig. 11. Thallose Sprossungen, in deren Mitte Leitbündel erkennbar sind. Etwa 10× nat. Gr.

1) Küster, a. a. O. 1911, S. 148, Fig. 66e; S. 151, Fig. 68; S. 206, Fig. 99.

2) Küster, a. a. O. 1911, S. 117, Fig. 50.

3) Küster: Über zwei organoide Gallen: Die Wiederholung blattrandartiger Strukturen auf Blattspreiten (*Marcellia* 1906, Vol. 5, S. 44).

zur Bildung so auffallender Anomalien führen, vermag ich keine Auskunft zu geben. —

Regenerate der hier beschriebenen Art sind mir an nicht beimpften *Taraxacum*-wurzeln niemals aufgefallen; andererseits halten sich alle Regenerationsleistungen der geimpften Wurzeln im Rahmen dessen, was von vielen anderen organoiden und kataplasmatisch-histioiden Gallen bekannt ist.



Fig. 12. Fleischiger Zapfen, der ringsum von blattzahnähnlichen Spitzen besetzt ist. Etwa 6 × nat. Gr.

2. Adventivprosse an randpanaschierten Pflanzen.

Pelargonien reagieren auf *tumefaciens*-Impfung mit starker Gallenbildung und reichlicher Adventivproßproduktion — wie W. Magnus und Smith (a. a. O.) bereits festgestellt haben ¹⁾.

Ich verwendete zu meinen Versuchen grüne und bunte, randpanaschierte Sorten — die letzteren in der Erwartung, daß der Vergleich der Adventivprosse mit der Mutterpflanze hinsichtlich ihrer Grün-Weiß-Zeichnung lehrreich werden könnte. Von Sorten mit saftigen Achsen

¹⁾ Vgl. auch Baccarini, P., *Sopra un'anomalia di Pelargonium capitatum* Ait. (Bull. soc. bot. ital. 1912, S. 67).

und langen Internodien versprach ich mir bessere Ergebnisse als von solchen, deren Achsen trockene Beschaffenheit und dichtgestellte Blätter aufwiesen. Mit ersteren wurde ausschließlich gearbeitet¹⁾.

Meine Versuche wurden im Frühjahr und Sommer in einem Kalt-
haus in feuchter Luft und bei hellem Südlicht angestellt: die Sprosse wurden entgipfelt, die Schnittflächen mit *Bact. tumefaciens* beimpft und während der ersten 14 Tage durch ein Staniolhäubchen geschützt. Es entstehen ansehnlich große Geschwülste, an deren Bildung namentlich das Kambiumgewebe beteiligt ist; ihre Oberfläche ist stets körnig oder warzig: entweder entstehen kleine rundliche Unebenheiten etwa von Senfkorngröße — oder ansehnliche Beulen und Wülste, die sogar über Erbsen- und Kirschkernegröße beträchtlich hinausgehen können. An Längsschnitten, die durch die gallentragenden Zweigstümpfe gelegt werden, sieht man die kugligen Massen oft mit schmaler Basis an der Kambiumgegend des Mutterbodens angeheftet. Die Farbe der Gallen ist hellbraun, das innere Gewebe ist weiß und läßt keine oder nur sehr geringe Chlorophyllmengen erkennen.

Das Schicksal der Gallen ist verschieden: nach üppiger Proliferation stellt das Gewebe sein Wachstum entweder frühzeitig ein, vertrocknet und zerbröckelt²⁾ — oder es entsteht an jeder Impfstelle eine beschränkte Zahl der soeben erwähnten großen kugligen Beulen, welche wochenlang ihr Wachstum fortsetzen und nach dessen Abschluß noch lange lebend bleiben. Solche Gallen bleiben nur ausnahmsweise steril: in der Mehrzahl der Fälle treiben aus dem weißlichen Gewebe Adventivsprosse hervor, die so dicht gedrängt nebeneinander stehen können, daß die Oberfläche der Gallen zu einem grünen Rasen kleiner Knöspchen geworden zu sein scheint. An manchen Impfstellen fällt auf, daß die eine oder andere der Gallenbeulen Adventivtriebe in großer Dichtigkeit erzeugt, während unmittelbar daneben stehende dauernd oder sehr lange steril bleiben.

Das Entwicklungsschicksal des Adventivtriebs entspricht dem bei ähnlichen Regenerationsversuchen Beobachteten: viele stellen ihr Wachstum frühzeitig ein, nur wenige setzen es bis zur Produktion normal großer Blätter fort. Auch diejenigen Adventivtriebe, welche einzeln oder zu wenigen an einer Galle entstanden sind, — bei welchem daher nicht die korrelativ bedingte Hemmung seitens der überzahlreichen Nachbartriebe die Todesursache sein kann — sieht man nach der Produktion von einem oder zwei Blättchen vergilben und vertrocknen.

1) Mrs. Parker u. a., auch Handelsware ohne Sortennamenangabe.

2) Zuweilen wird nur ein Teil der Galle nekrotisch, der Rest bleibt am Leben und setzt sein Wachstum fort.

Im ganzen habe ich ungefähr 50 Adventivtriebe auf den Gallen des *Pelargonium* so weit zur Entwicklung kommen sehen, daß über ihre Farbenqualitäten geurteilt werden konnte. Nur beiläufig will ich erwähnen, daß auch bei diesen Neubildungen allerhand Mißformen, namentlich zweiteilige Spreiten, häufig sind; wichtig ist die Feststellung, daß fast sämtliche Regenerate grün waren und keinerlei Buntzeichnung erkennen ließen.

Dieses Ergebnis stimmt mit dem überein, was vom Standpunkt der Baur'schen Periklinalchimären-Theorie¹⁾ von den Regenerationsversuchen sich erwarten lassen mußte: die Adventivtriebe leiten sich entwicklungsgeschichtlich von den normal veranlagten, zur Produktion normal ergrünender Chromatophoren befähigten Zellen des „grünen Kerns“ der albitunikaten Pflanzen ab; die subepidermale blasse Zone ist an der Entstehung der Regenerate nicht beteiligt.

Ohne *tumefaciens*-Impfung habe ich an den nämlichen *Pelargonien* keine Adventivsprosse erzeugen können: von dekapitierten Zweigen, deren Wundfläche unbeimpft blieb, wurde der oberste Internodienstumpf bald abgestoßen. Die *tumefaciens*-Impfung darf daher auch im vorliegenden Falle als ein Mittel zur Förderung der Regeneration angesehen werden.

Die mit Hilfe der *tumefaciens*-Impfung gewonnenen Regenerate sind entwicklungsgeschichtlich mit den von Bateson erzeugten zu vergleichen. Bateson hat bereits wiederholt²⁾ auf die Erfolge der „root-cutting“-Methode hingewiesen: aus den Wurzeln mancher Pflanzen lassen sich Sprosse erziehen, die sich von den normalen Trieben der Pflanze auffallend unterscheiden (Wurzelschößlinge von *Bouvardia* und *Pelargonium*).

1) Baur, E., Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „*varietates albamarginatae*“ hort. von *Pelargonium zonale* (Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, 1909, Bd. 1, 330).

2) Bateson, W., Root-cutting, Chimaeras and „sports“ (Journ. of genetics 1916, vol. 6, S. 75), Root-cuttings and chimaeras II (ibid. 1921, vol. 11, S. 91). Somatic segregation in plants (Versl. Internat. Tuinbouw-Congres, Amsterdam 1923, S. 155). — Bateson's Mitteilungen behandeln Tatsachen, die aus der älteren Literatur durch eine Mitteilung von P. Magnus über das Wesen der Panaschierung bekannt sind (Botan. Ztg. 1872, Jahrg. 30, S. 249): wurzelbürtige Adventivknospen bunter *Pelargonien* entwickelten rein grüne Triebe. Vor P. Magnus hat Lemoine bereits an panaschierten Pflanzen dasselbe beobachtet, von Lemoine stammt ferner (zitiert nach P. Magnus) die Beobachtung, daß die mit schön handierten Blumen ausgezeichnete *Phlox decussata* „Triomphe de Twirket“ aus Wurzelstecklingen nur ausnahmsweise ebenso blühende Pflanzen zu erzeugen gestattet. Nach Bateson's Beobachtungen und Folgerungen liegt es nahe anzunehmen, daß vielleicht auch bei dieser *Phlox*-Sorte eine Periklinalchimäre vorliegt.

Die Fähigkeit dieser Arten, abweichend organisierte Wurzelschößlinge zu entwickeln, wird aus ihrer Periklinalchimären-Natur erklärt: die endogen entstehenden Wurzeltriebe leiten sich entwicklungsgeschichtlich ausschließlich von Zellen der zentralen Komponente her und haben ihrerseits keine Periklinalchimärennatur mehr. Mit Hilfe der tumefaciens-Methode lassen sich ebenfalls Triebe erzeugen, die sich von der nach Baur periklinal gebauten Mutterpflanze unterscheiden, da nur die zentrale Komponente an ihrer Entstehung beteiligt ist. Es wäre von großem Interesse, auch die von Bateson untersuchte Pelargoniumform durch tumefaciens-Impfung zur Bildung endogener Adventivtriebe veranlaßt zu sehen.

Versuche, andere panaschierte, insbesondere albimarginate Buntblättrige mit Hilfe der tumefaciens-Methode zur Regeneration zu bringen, haben bisher keine Resultate geliefert. Allerdings gestattete die Enge meiner Arbeitsgelegenheit mir bisher nicht, den Versuchen die Ausdehnung zu geben, die wünschenswert gewesen wäre. Ich darf bei dieser Gelegenheit aber auf einige ohne Impfung und Gallenerzeugung eintretende Regenerationserscheinungen panaschierter Pflanzen hinweisen.

Zu den Holzpflanzen, die aus Achsenstecklingen unter Vermittlung eines kräftigen Kallus zahlreiche Adventivtriebe entwickeln können, gehört neben der oft erprobten Pappel noch die Ulme. Für meine Regenerationsversuche bediente ich mich verschiedener Sorten: erfolgreich war das Arbeiten mit einer randpanaschierten Form, auf deren Eigentümlichkeiten ich bereits wiederholt¹⁾ hingewiesen habe. Panaschierte Zweige wurden im Mai in bleistiftlange Stecklinge zerlegt und diese im Gewächshaus beobachtet. Nach etwa vier Wochen war an dem Kambiumring ein deutlicher Kalluswulst sichtbar, und dieser bedeckte sich bald mit vielen Vegetationspunkten und Adventivtriebspitzen. Diejenigen Regenerate, welche weit genug sich entwickelten, um eine Beurteilung der Qualitäten ihrer Blätter zu gestatten, waren durchweg rein grün, während die zahlreichen Triebe, die aus irgend welchen Knospen am Steckling sich entwickelten, sämtlich die eigenartige Panaschierung der verwendeten Ulmen-Spielart aufwiesen. Es handelte sich bei dieser um eine randpanaschierte Form, deren Bau sich von den der Bourschen Weißrandpelargonien dadurch unterschied, daß nicht nur ein mattgrünes Binnenfeld und ein weißer Saum, sondern überdies tiefgrüne Blattzähne sich sehr kontrastreich gegeneinander absetzten.

1) Küster, E., Zur Kenntnis der panaschierten Gehölze III (Mitteil. d. D. Dendrol. Ges., 1921. Nr. 31, S. 141); Pathol. Pflanzenanatomie, 3. Aufl., 1925, S. 30, Fig. 21.

Auch bei der Ulme entstehen die Adventivtriebe aus dem inneren Gewebeanteil; auch die hier geschilderten Befunde entsprechen der Baurischen Auffassung. Ich habe in einer früheren Mitteilung über randpanaschierte Pflanzen¹⁾ eine Reihe von Befunden mitgeteilt — Inversion der Panaschierung, Produktion normalgrüner Zipfel an albimarginaten Blättern u. a. — die mit Baur's Theorie sich so wenig in Einklang bringen lassen, daß ich auch in den neuen Pelargonienbefunden keinen Beweis für jene sehen möchte, bevor die Schwierigkeiten Aufklärung gefunden haben, welche die Inversion der Panaschierung u. a. der Annahme der Theorie in den Weg zu stellen scheinen. Vielleicht gelingt es bei einer Fortsetzung der tumefaciens-Versuche mit geeigneterem Material und unter abgeänderten Kulturbedingungen eine größere Anzahl von Adventivsprossen zur weiteren Entwicklung zu kräftigen, damit geprüft werden kann, ob bei den oben geschilderten Versuchen vielleicht nur grüne Adventivtriebe zur weiteren Entwicklung befähigt waren, weiße oder bunte zwar auch entstehen, aber frühzeitig in der Entwicklung stecken bleiben; ferner wäre zu prüfen, wie die grünen Sprosse, die ich in beträchtlicher Anzahl entstehen sah, in späteren Phasen der Entwicklung sich verhalten, ob bei ihnen irgendwelche „Neigung“ zur Panaschierung sich geltend macht usw. Vorläufig habe ich freilich nichts beobachtet, was zugunsten solcher Möglichkeiten gesprochen hätte. Alle Bemühungen, die Adventivtriebe der Pelargoniumgallen in größerer Zahl am Leben zu erhalten, waren erfolglos. Selbst dann wenn der Adventivtrieb bereits mehrere ansehnlich große Blätter produziert hatte, sah ich im Spätsommer seine bisher normalen Spreiten kränkeln und schließlich zugrunde gehen. Ob die Versorgung der Sprosse durch den Gallenkallus hindurch ungenügend ist — oder ob Stoffwechselprodukte des Gallenkallus den Adventivtrieben den Garaus machen, kann ich nicht entscheiden. Bis jetzt habe ich keinen einzigen Adventivtrieb über den Spätsommer hinaus am Leben und in normalem Wachstum halten können.

Wiederholt wurde versucht, die noch sehr kleinen Triebe von der Galle abzunehmen und als Stecklinge zu behandeln (Breite der Spreiten etwa 4—5 mm); sie gingen aber auch nach dieser Trennung zugrunde. —

Die rein grüne Beschaffenheit der Adventivsprosse war die Regel. Ausnahmen waren selten. Immerhin habe ich zu erwähnen, daß zweimal

1) Küster, Über weißrandige Blätter und andere Formen der Buntblättrigkeit (Biolog. Zentralbl., 1919, Bd. 39, S. 212).

bei Untersuchung erfolgreich beimpfter Pelargonien panaschierte Äste aus dem Gewebe der tumefaciens-Gallen sich zu entwickeln schienen. In einem der beiden Fälle handelte es sich um randständige Triebe, d. h. um solche, die den peripherischen Anteilen der Gallengeschwulst entsprossen zu sein schienen. Die Annahme, daß es hier sich um Adventivtriebe handeln könnte, an deren Entstehung das blasse subepidermale Gewebe beteiligt gewesen wäre, ließ sich leicht widerlegen: Die in Frage stehenden bunten Triebe entstammten normal und unabhängig von Impfung und Gallenbildung angelegten Achselknospen. Solche können aber wie bei andern Wirten so auch bei Pelargonien leicht in den Gallenwulst inbegriffen erscheinen, wenn der Parasit auch in einigem Abstand von der Wund- und Impffläche das Wirtsgewebe progressiv zur Proliferation bringt. Ein Ort bevorzugter Gewebebildung ist, wie ich namentlich an Tomaten auffallend werden sah¹⁾, die unter der Anheftung des Blattstieles liegende Stelle; liegt die Impfstelle in der Nähe von Blättern oder Achselknospen, und tritt unter der Insertionsstelle besagte Proliferation ein, so erscheint sehr bald der Achseltrieb von Gallengewebe in ähnlicher Weise umgeben, wie ein aus letzterem sich erhebender Adventivtrieb.

Nur an einer tumefaciens-Galle habe ich bisher bunte Adventivsprosse entstehen sehen und dadurch, daß ich das wertvolle Exemplar frühzeitig der mikroskopischen Untersuchung opferte, mich davon überzeugen können, daß es sich bei den vorliegenden Sprossen um Produkte der Gallen selbst handelte, nicht um normal entstandene, von Gallengewebe umwallte Achseltriebe. Ich fand an jener Galle ein schwachwüchsiges albimarginates Sprößchen und neben ihm einen noch schwächlicheren Albintrieb. Nicht weit von beiden stand ein normalgrüner Adventivsproß.

Bei der Seltenheit solchen Befundes ist es unmöglich, eine ätiologische oder entwicklungsgeschichtliche Deutung zu versuchen. Offenbar sind hinsichtlich der Entstehung bunter Regenerate zwei Möglichkeiten vorstellbar: entweder leiten sich die bunten Adventivsprosse von Zellenmaterial ab, das in irgendwelchem Sinne zur Produktion bunter Blätter besser qualifiziert war als das Gewebe normalgrüner Pelargonien — oder sie leiten sich von normal veranlagtem Gewebematerial her. Um zunächst die zweite der beiden Möglichkeiten zu erläutern, sei an die von de Vries beobachtete Entstehung

1) Küster, Die vermeintlichen Metastasen pflanzlicher Geschwülste (Sitzungsber. Oberhess. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, 1925).

eines panaschierten Sprosses nach Galleninfektion (*Pterophorus microdactylus* auf *Eupatorium cannabinum*)¹⁾ erinnert. Auch durch Wundreiz kann bereits die Kombination von inneren Bedingungen in einem Gewebe verwirklicht werden, welche zur Entstehung bunter Organe führt: an einem *Taraxacum*-Wurzelsteckling beobachtete ich (allerdings bisher nur einmal) einen bunten Adventivproß)²⁾. Hiernach dürfen wir es als vorstellbar bezeichnen, daß auch nach *tumefaciens*-Impfung und -Gallenbildung jene Bedingungen zustande kommen, und bunte statt einfarbiger Adventivsprosse entstehen —, auch in einem Zellenmaterial, dessen Veranlagung durchaus normal wäre. Um diese Möglichkeit näher zu prüfen, wurden reingrüne Exemplare von *Pelargonium* mit *Bacterium tumefaciens* geimpft. Die Impfungen waren nur insofern erfolgreich, als sie zur Produktion sehr großer Gallen führten, von welchen aber — selbst nach fast viermonatlicher Beobachtungsdauer — nicht eine einzige zur Adventivproßbildung schritt. Alle Bemühungen, durch Wundreize (Stich- und Schnittwunden aller Art, Resektion schmaler keilförmiger Anteile) die trägen Kalluswülste zur Bildung von Vegetationspunkten anzuregen, blieben erfolglos. Die mir vorliegenden reingrünen *Pelargonium*rasen hatten sich demnach zur Prüfung der Frage als ungeeignet erwiesen, und diese muß zunächst unbeantwortet bleiben.

Die andere Möglichkeit wäre die, daß das Gewebe der erfolgreich geimpften und bunt regenerierenden *Pelargonien* irgendwelche Eignung zur Produktion panaschielter oder völlig weißer Regenerate hätte. Man könnte erwägen, ob in den von mir beobachteten Fällen, vielleicht die subepidermale Zellenlage der geimpften Achse an der Produktion von Gallengewebe und Adventivsprossen beteiligt gewesen wäre. Wie bei Winklers Versuchen und den von ihm beobachteten Periklinalchimärensprossen könnte wohl auch bei den *Pelargonium*regenerationen aus den nebeneinanderliegenden blassen und grünen Anteilen des Wirtsorgans ein nach Periklinalchimärenart aus beiden Komponenten sich aufbauender Vegetationspunkt zustande gekommen sein. Die anatomische Untersuchung gab keine Gewißheit darüber, ob das subepidermale Gewebe der Wirtsachse am Aufbau des vorliegenden

1) de Vries, *Mutationstheorie* 1901, Bd. 1, S. 291.

2) Es handelte sich um marmoriert-panaschierte Blätter und um eine regressive Panaschierung (vgl. Küster, *Beiträge zur Kenntnis panaschielter Gehölze* V—VI. Mittl. d. D. dendrol. Ges. 1923, **33**, S. 183, 185), das heißt um eine solche, die allmählich in Produktion normal-grüner Blätter übergeht, so daß die Buntheit verschwindet.

Sprößchens beteiligt war — als wahrscheinlich darf ich es aber wegen der Lage des letzteren und seines beträchtlichen Abstands vom Rande der Galle kaum bezeichnen. Überdies muß ich es nach meinen bisherigen Erfahrungen für fraglich halten, daß die subepidermale blasse Zone so stark zu proliferieren vermag, daß vollends ein Albino-sprößchen aus ihnen sich regenerieren könnte.

Oder sind vielleicht auch die bunten Regenerate ebenso Abkömmlinge tiefer liegender „grüner“ Schichten der geimpften Albitunikate wie die früher erwähnten grünen Adventivsprößchen? Und darf gleichwohl von einer besonderen Eignung des geimpften Materials zur Produktion bunter Organe gesprochen werden, indem möglicherweise der grüne „Kern“ randpanaschierter Pelargonien und seine Zellenproliferationen „leichter“ zur Produktion bunter Organe angeregt werden als wir es für normale grüne Wirtspflanzen voraussetzen? Die Stellung der bunten Sprößchen am Gallenkallus scheint dieser Möglichkeit nicht zu widersprechen.

Vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus über die hier erörterten Möglichkeiten zu debattieren, erscheint verfrüht, so lange es nicht gelingt, bunte Regenerate in größerer Zahl zu erzeugen. Auch nach andern Arten der Grün-weiß-Mischung (albinukleate Formen, sektorale Chimären u. a.) wird bei weiteren Experimenten zu fahnden sein.

Die Blütenbewegungen der Gentianaceen.

Von G. Claus.

Mit 13 Figuren im Text.

	Seite
1. Einführung, Methodisches	198
2. Bewegungsauslösende Reize	199
3. Mechanik der Bewegungen	210
4. Vergleich der Empfindlichkeit einiger Arten	218
5. Zusammenfassung	225

In seinen „Entfaltungsbewegungen“ beschrieb Goebel Beobachtungen über seimonastische Reizbarkeit der Blumenkrone, und zwar bei *Convolvulus arvensis* und bei *Gentiana*-Arten. Er führte an, daß Blüten von *Gentiana utriculosa*, an einem windigen Tage in der Hand getragen, sich nach 3—8 Minuten schlossen; daß andere, die abgepflückt waren, keine Schließbewegung zeigten, welche dagegen sofort eintrat, wenn die Blüten geschüttelt wurden. Die gleichen Eigenschaften, wenn auch nicht so stark ausgeprägt, zeigte *Gentiana verna*, noch schwächer *Erythraea centaurium*. Es war jedoch nicht näher untersucht, ob die Schließbewegung wirklich auf Erschütterungsreiz beruht, oder ob eine andere unbekannte Fähigkeit diese Bewegung auslöst. Ferner war noch unentschieden gelassen, wie die Pflanze die Schließbewegungen ausführt, mit Hilfe von Turgorschwankungen oder durch Wachstum; außerdem, welche Teile der Blüten Hauptträger dieser Vorgänge sind. Alle diese Fragen bedurften noch näherer Untersuchung und sollten mich in meiner Arbeit beschäftigen. Übrigens sei noch hingewiesen auf eine Arbeit von Seeger, der über einen Fall von Reizbarkeit der Blumenkrone bei *Gentiana prostrata* berichtet. Während es Goebel nicht gelang, durch Berührungsreize irgendwelche Bewegungen auszulösen, gibt S. an, daß er bei *Gent. prostr.* Schließbewegungen nur durch Berührung hervorrufen konnte, niemals aber durch Erschütterung.

Eine Erklärung dieses scheinbaren Gegensatzes wäre einmal gegeben durch stärkere Empfindlichkeit von *Gent. prostr.*, zum anderen

ist unbekannt, wie Seeger in seinen Versuchen die Erschütterung hat auf die Pflanzen wirken lassen. Denn daß man je nach der Art der Behandlung ein ganz verschiedenes Resultat erhalten kann, werde ich später noch zeigen können. Die Angaben Bremekamp's über Stoßreizbarkeit der Blumenkrone bei *Gent. quadrifaria* Bl. stimmen im allgemeinen mit den vorliegenden Ergebnissen überein. Ebenso die Arbeiten von Weber (Graz), auf die später zurückgekommen wird. Bevor ich auf die Versuche selbst eingehe, will ich einiges über ihre allgemeine Anordnung sagen. Die Versuche, Beobachtungen und Messungen, wurden soweit wie möglich am natürlichen Standort vorgenommen. Immer ließ sich das nicht durchführen. So mußten die Versuche, welche die Abhängigkeit von der Temperatur genauer zeigen sollten, sowie alle anderen, bei denen willkürliche Veränderung der Außentemperatur in Betracht kam, in dem Raum für konstante Temperaturen durchgeführt werden. Doch wurden dann in vielen Fällen die Pflanzen mit Ballen ausgehoben und in Blumentöpfe eingesetzt; teilweise wurden sie auch abgeschnitten und in Wasser gestellt. Es ist mir bei den zahlreichen Versuchen und Vergleichen nicht aufgefallen, daß irgendein Unterschied im Verhalten zwischen solchen abgepflückten und anderen Blüten besteht. Natürlich nur in Verbindung mit der Beobachtung im Freien läßt sich ein ganzes Bild von der Ökologie der Blütenbewegungen entwerfen.

Um einen genauen Verlauf der Blütenblattbewegungen zu erhalten, wurden gewöhnlich zwei gegenüberliegende Blütenblätter mit weißer Farbe markiert und die Entfernung ihrer äußeren Enden in bestimmten Zeitabständen gemessen. Die angegebenen Maße beziehen sich immer auf die Sehne des Halbkreises, den die Blütenblätter beschreiben. In anderen Fällen, in denen eine direkte Messung nicht möglich war, wie bei Beobachtungen unter Glasglocken usw., wurde in jedem Falle die Öffnungsweite aufgezeichnet und dann später nach der Zeichnung die Winkelgröße gemessen. Infolgedessen sind alle Angaben in Bogengrad nur annähernd richtig.

Welche Reize lösen Bewegungen aus?

1. Lichtwirkung.

Soweit die Blüten der Gentianaceen beobachtet wurden, fiel in allen Fällen auf, das höchstwahrscheinlich eine große Abhängigkeit von der umgebenden Temperatur besteht, wogegen der Einfluß des Lichtes kaum festgestellt ist, oder doch, wenn beobachtet (Bremekamp), leicht auf gleichzeitige Temperaturveränderung zurückgeführt werden kann.

Blüten von *Gent. verna*, die gegen Abend im Freien bei 7° Celsius vollständig geschlossen waren, wurden mit Ballen ausgegraben,

eingetopft und ins Laboratorium gebracht. Nach kurzer Zeit waren sie trotz eingetretener Dunkelheit bei 13° vollständig geöffnet. Solche auch früher schon gemachten Beobachtungen beweisen indessen keineswegs das Fehlen einer photonastischen Reizbarkeit, sondern nur, daß die Blüten auf Veränderungen der Temperatur viel stärker reagieren, als auf Lichtunterschiede. Es war also zu prüfen, ob eine, wenn auch minimale Photonastie vorhanden ist. Zu diesem Zwecke wurde eine Anzahl Blüten inmitten eines Blütenpolsters durch einen mit Thermometer versehenen Pappsturz verdunkelt. Sie konnten auf diese Weise leicht mit den in der Sonne stehenden Pflanzen der gleichen Gruppe verglichen werden. Es ergab sich: sowohl die verdunkelten Blüten wie die auch nicht verdunkelten lassen keine Veränderung erkennen bis um 6^{40} (Versuchsbeginn 2^{00}). Im Gegenteil, eine Reihe von Blüten zeigen sogar im Dunkeln noch Öffnungsbewegungen. Wenn die Lichtwirkung irgendeinen Einfluß ausüben würde, dann müßte sich bei den verdunkelten Pflanzen Temperaturrückgang und Verdunkelung addieren und eine Schließbewegung schon eher eintreten als bei den im Licht stehenden Blüten. Nun beginnt die Schließung jedoch in beiden Fällen bei etwa 17° und geht ganz gleichmäßig weiter bis zum vollständigen Verschuß 7^{15} bei 12° . Messungen zeigen, daß die Temperatur im Sturz anfangs niedriger ist als außen, was jedoch das Resultat nicht ungünstig beeinflusst. Später glich sich die Temperatur aus. Zwar sind um 6^{40} die verdunkelten Blüten durchschnittlich etwas weiter geschlossen, als die anderen, doch ist um 7^{00} das Verhältnis gerade umgekehrt. Die Ursache des geringen Unterschiedes zeigen die Temperaturmessungen.

Zeit	Temperatur in der Sonne	Temperatur im Dunkelsturz	Durchschnittliche Öffnungsweite	
			im Dunkeln	im Hellen
215	30,5°	25,5°	143°	139°
400	27,5°	22,7°	155°	143°
640	17°	17,5°	93°	119°
700	—	15°	49°	40°
715	11,5°	12°	0°	0°

Verschiedentliche Wiederholungen ergaben die gleichen Verhältnisse. Auch die gleichen Versuche bei anderen Arten ließen keinen Anteil des Lichtes an den Blütenbewegungen erkennen. Ausnahmen bildeten *Gent. ciliata* und *Erythraea centaurium*.

Erwähnenswert ist hier noch eine Beobachtung an *Gentiana acaulis*, die den Anschein erwecken könnte, als ginge vom Licht doch irgendeine Beeinflussung aus. An einem hellen, sonnigen Tage gegen

Abend wurden Blüten gepflückt und ins Zimmer gebracht, in welchem eine Temperatur von 13° herrschte. Die Blüten schlossen sich sehr schnell. Es wurde bald dunkel und sie blieben geschlossen. Am anderen Morgen jedoch fand man sie geöffnet und war natürlich geneigt, da die Temperatur dieselbe geblieben war, die Öffnung auf die Lichteinwirkung zurückzuführen. Um die Möglichkeit der Lichtwirkung auszuschalten, wurde die Kontrolle noch vor Tagesanbruch vorgenommen, und es zeigte sich, daß die Blüten auch jetzt schon vollständig geöffnet waren. Sie hatten sich also an die niedere Temperatur gewöhnt und sich wieder geöffnet, was dem von Pfeffer bei *Crocus* erwähntem Hin- und Herpendeln der Blütenblätter entspricht. Die Öffnungsweiten einer Blüte seien mitgeteilt:

Zeit	Temperatur	Öffnungsweite	Beleuchtung
5 30	$13,4^{\circ}$	0 mm	hell
10 00	$13,2^{\circ}$	15 "	dunkel
4 00	$13,3^{\circ}$	40 "	"
6 00	$13,3^{\circ}$	40 "	hell
7 30	14°	40 "	"

Diese Versuche zeigen also den Mangel einer Photonastie. Ein anderer Versuch indessen läßt erkennen, daß die Beleuchtung bei der Entfaltung der Knospen eine, wenn auch geringe, Rolle spielt. Dies ist zu entnehmen aus der folgenden Kurve. Es wurden Blumentöpfe, die eine Reihe von *Gent. verna*-Knospen enthielten, in die Räume für konstante Temperatur gebracht ($13,5^{\circ}$), und zwar ein Teil in den Dunkelraum, ein anderer in den hellen. Die Blüten wurden nun etwa eine Woche lang in ihrer Entwicklung beobachtet. Ein Vergleich beider Gruppen ließ erkennen, daß die Öffnungsweite in dem Dunkelraum im Höchsthalle bis 14 mm betrug, während im Licht eine solche bis 22 mm erreicht wurde.

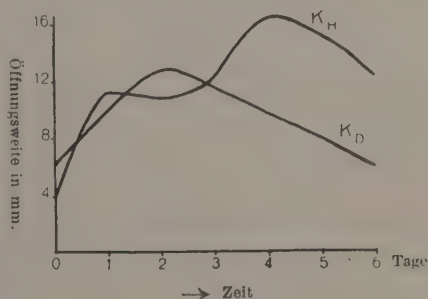


Fig. 1.

In Fig. 1 ist K_H die Kurve der im Licht, K_D die der im Dunkeln stehenden Knospen. Die durchschnittlichen Werte für die Öffnungsweite reichen natürlich an die wirklichen nicht heran, weil nicht alle Blüten gleichzeitig ihre größte Entfaltung zeigen.

Während bei den meisten *Gent.*-Arten eine Lichtwirkung auf die ausgewachsenen Blüten nicht stattfindet, konnte eine solche bei *Gent. ciliata* festgestellt werden. Hierzu sei ein Versuch beschrieben.

Im ziemlich dunklen Kalthaus des Institutes waren über Nacht bei 11° 68 Blüten von *Gent. ciliata* aufgestellt. Am Morgen wurden sie in ein sehr helles wärmeres Versuchshaus gebracht und zwar wurden 28 Blüten verdunkelt, die übrigen belichtet gelassen (40 Blüten). In Abständen wurde nun die Zahl der sich öffnenden Blüten festgestellt:

Zeit	dunkel		hell	
10 0	28 Blüten	geschlossen	40 Blüten	geschlossen
10 45	16,5° 3	„ halb geöffnet	16° 7	„ halb geöffnet
			9	„ ganz
11 35	17° 3	„ $\frac{3}{4}$ —ganz geöffnet	16,5° 14	„ $\frac{3}{4}$ —ganz geöffnet

Nach dieser Kontrolle wurden sämtliche Blüten in helles Licht gebracht und schon nach $\frac{1}{4}$ Stunde zeigte sich, daß die verdunkelt gewesenen jetzt rasch aufblühten, nämlich: 5 ganz geöffnete, 7 halb geöffnete Blüten aufweisen neben 16 $\frac{3}{4}$ — ganz geöffneten der anderen Gruppe.

Das etwas isoliert stehende *Erythraea* sei ausschließlich später besprochen.

2. Temperaturwirkung.

Von Versuchen zur Ergründung der Temperaturwirkung sei zuerst eine Beobachtung an *Gent. bavarica* mitgeteilt, die im Juli 1923 auf dem Schachen gemacht wurde. Die Temperatur in der Sonne betrug 18—20° Grad, doch verschwand die Sonne zeitweise hinter Regenwolken. Der Verlauf eines solchen Regenschauers in seinen Wirkungen auf die Blütenöffnung war wie folgt:

Um 11¹⁵—15° sind noch alle Blüten geöffnet, die Sonne ist schon verschwunden.

11²⁰ 14,5° eine Blüte ist halb geschlossen, es beginnt zu regnen.

11²⁵ 13,5° alle Blüten sind geschlossen, nur noch nicht eingerollt.

11²⁷ 12,5° wie 11²⁵.

11³⁰ 11—11,5° alle Blüten sind geschlossen und eingerollt.

11⁵⁵ 20° Die Sonne scheint wieder, eine Blüte ist wieder geöffnet.

Eine genaue Beobachtung der Öffnung ist nicht möglich, weil durch den Regen die Blütenblätter verklebt werden und beim Aufdrehen einen mehr oder minder großen Widerstand überwinden müssen. Nach Weber haben wir hier es jedoch nicht mit einer thermonastischen Bewegung zu

tun, sondern es sollen die Regentropfen als Stoßreize wirken und so dazu beitragen, die Blüte zum Verschluß zu bringen. Auf diese Weise hätte man zugleich einen „Nutzen“ der sonst sehr überflüssigen seimonastischen Reizbarkeit festgestellt.

Um hier eine Entscheidung fällen zu können, wurden mit *Gent. bavarica* Beregnungsversuche mit Ballenpflanzen angestellt, und zwar im Kulturhaus bei 27°. Sollte von vornherein eine Bewegung auf Grund von Wärmeunterschieden vermieden werden, so mußte das zum Besprengen verwendete Wasser erwärmt sein und zwar, da es sich rasch abkühlt, über die Temperatur der Umgebung. Das hat Weber z. B. nicht beachtet, sondern er schreibt, er hätte in voller Sonne stehende Blüten von *Gent. Clusii* mit Wasser besprengt, das auf 20° erwärmt war. Die Temperatur in voller Sonne beträgt immerhin 25—30°, und so kommt ein beträchtlicher Unterschied heraus, den man wohl als die Schließbewegung verursachend ansprechen kann. Indessen ist die Schließbewegung nach meinen Erfahrungen bei kurzem Besprengen auch mit kaltem Wasser nicht groß, weil sich dieses bald erwärmt, und der Temperaturreiz nur von kurzer Dauer ist. Nimmt man die Beregnung dagegen längere Zeit mit kälterem Wasser vor (einige Minuten), dann führt die Schließbewegung zum vollständigen Einrollen. Da jedoch dieser Blütenverschluß nicht schneller vor sich geht als bei Herabsetzung der Temperatur auf die durch das Besprengen geschaffene, so kann an eine Mitwirkung des Stoßreizes kaum gedacht werden. Außerdem machte ich Besprengungsversuche (aus einer Höhe von $\frac{3}{4}$ —1 m) mit Wasser, das eine um 10° höhere Temperatur zeigte als die Umgebung (36° bei 27,4° Lufttemperatur). Es trat auch hier teilweise eine geringe Schließbewegung ein, welche in diesem Falle scheinbar tatsächlich auf Stoßreiz zurückzuführen war, da eine Temperatursenkung hier vorerst nicht angenommen werden konnte.

Mitten zwischen den zu benetzenden Pflanzen wurde nun ein Thermometer befestigt, um während des Versuchs beständig die Temperatur des Wassers zu kontrollieren, wobei sich zeigte, daß schon 5 Minuten nach der Beregnung eine Senkung der Wassertropfentemperatur von 36 auf 25,2° eingetreten war. Letztere Temperatur dauerte etwa 5 Minuten an und stieg wieder allmählich, bis sie eine Viertelstunde nach ihrem tiefsten Stande die Außentemperatur von 27,3° erreicht hatte. Es war also trotz der Benützung erwärmten Wassers eine Temperaturerniedrigung von 2,2° eingetreten, und es wäre nachzuweisen, daß die Blüten, die zu einem Beregnungsversuch verwendet werden, für diese Temperaturschwankungen unempfindlich sind, was, wie später gezeigt werden kann, für *Gent. bavarica* und andere nicht der Fall ist. Die Beregnungsversuche ergaben

somit, daß der Stoßreizung bei Regenwetter keine Wirkung auf die Blüten der untersuchten *Gent.*-Arten zukommt.

Es ist nun von Wichtigkeit zu wissen, ob die Enzianblüten wirklich auf solche geringen Temperaturveränderungen wie z. B. $2,2^{\circ}$ reagieren. Für eine Art, und zwar *Gent. bavarica* soll dieser Frage hier nachgegangen werden. Die übrigen Arten werden später zusammen besprochen. Die Versuche wurden im Raume für konstante Temperaturen durchgeführt. Eine Seitenwand ist dort mit einem Regal versehen, deren jedes Fach ein Thermometer trägt. So besteht vom Boden bis zur Decke eine gleichmäßige Temperaturskala im Umfang von $6-8^{\circ}$. Wollte man die Wirkung einer Temperaturveränderung feststellen, so setzte man die Blüten einfach je nach der gewünschten Differenz mehr oder weniger hoch oder tief. Es zeigte sich, daß der Spielraum von $6-8^{\circ}$ vollständig ausreichte, denn die meisten der Blüten reagierten schon auf viel geringere Unterschiede. Ehe die Stellung der Blüten verändert wurde, mußten sie natürlich einige Zeit am Ausgangspunkte beobachtet werden, bis sie dort keine Bewegungen mehr zeigten.

Blüten von *Gent. bavarica* wurden aus 24 in $19,5^{\circ}$ gebracht, also einer Schwankung von $4,5^{\circ}$ unterworfen. Nach 7 Minuten waren Schließbewegungen bis zu 1,7 mm festzustellen, nach 17 Minuten waren 3 Blüten fast geschlossen (unter 10 mm Öffnungsweite). Die anderen zeigten nur geringere Ausschläge und gingen nicht unter 10 mm herunter. Nach 42 Minuten war die Bewegung zum Stillstand gekommen, und nach 54 Minuten begann die Wiederöffnung bei einigen Blüten. Da also in diesem Falle eine intensive Bewegung festzustellen war, wurde die Temperaturdifferenz verkleinert und zwar auf $1,5^{\circ}$. Die Bewegung steigt kaum über 2 mm im Einzelnen und über 1,2 mm im Durchschnitt. Die Temperatursenkung wurde nun noch kleiner gemacht und betrug in einem weiteren Versuch nur ein Grad. Die größte erreichte Bewegung bei einer Blüte betrug hier nach 20 Min. 1 mm, war also sehr gering, während die andern Blüten nur 0,5—0,2 mm Ausschläge zeigten. Nach diesem Ergebnis war schon vorauszusehen, daß bei einer Temperaturänderung von $0,5^{\circ}$ keine Reaktion mehr erfolgte. Ein Versuch bestätigte das.

Hiermit ist also festgestellt, daß der untere thermische Reizschwellenwert für *Gent. bavarica* etwa 1° beträgt. Ähnliches für andere Arten wird später festgestellt werden.

Daß aber *Gent. bavarica* noch nicht die empfindlichste Art von den untersuchten ist, zeigt der nächste Versuch, dessen graphische Darstellung hier gegeben ist. (Fig. 2.)

Es handelt sich um *Gent. utriculosa*. Die Temperaturschwankungen liegen bei diesem Versuch zwischen $20,1$ und $20,8^{\circ}$, und die Blüten zeigen Ausschläge bis zu 2 mm. Die Öffnungsweite einer Blüte (*b*) ist neben der Temperatur (*a*) in der obenstehenden Kurve angegeben, und zeigt wirklich treffend die Abhängigkeit beider Größen.

Oben wurde eine Beobachtung an *Gent. acaulis* mitgeteilt, welches sich im Laufe der Nacht an die Zimmertemperatur von 13° , in die es aus vollem Sonnenschein (25°) gebracht worden war, gewöhnt hatte. Es fragt sich, ob diese Gewöhnung bei allen Temperaturen stattfindet oder ob ein Wärmeminimum vorhanden ist, so daß, wenn diese Minimumtemperatur unterschritten wird, keine Öffnung mehr eintritt, auch wenn sich die Pflanzen längere Zeit in dieser Temperatur befinden.

Gewöhnlich habe ich das derart zu erfahren gesucht, daß ich feststellte, bei welcher Temperatur abends die Schließ- und morgens die Öffnungsbewegung der Blüten eintrat. Nun ist es jedoch möglich, daß die Nachttemperatur auch oberhalb des Minimums liegt und daß ihr die Pflanzen nicht lange genug ausgesetzt sind, um eine Gewöhnung

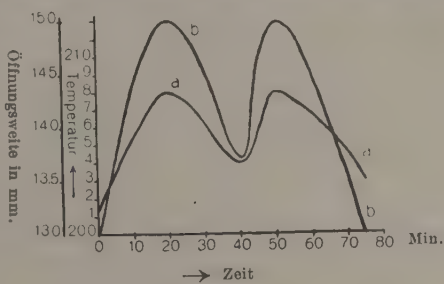


Fig. 2.

möglich zu machen. Aus diesem Grunde wurden von einigen Arten Blüten in den Eisschrank gebracht, in welchem etwa eine Temperatur von 4° herrschte. Es wurde *Gent. acaulis* und *Gent. verna* dazu verwendet. Im Freien hatte ich an *Gent. verna* vollständigen Verschuß der Blüte bei etwa $11,5^{\circ}$ gefunden. Bei allmählicher Steigerung der Eisschranktemperatur begannen die Blüten sich bei $10,5^{\circ}$ zu öffnen.

Für *Gent. acaulis* L. seien einige Daten gegeben:

14. 6. $7,5^{\circ}$ die Blüten sind noch sämtlich geschlossen.

15. 6. 8° eine Blüte beginnt sich zu öffnen.

16. 6. $8,5^{\circ}$ eine Blüte ist vollständig geöffnet, die Mehrzahl zeigt halbe Öffnung.

In anderen Fällen liegt das Temperaturminimum viel höher, so z. B. für *Gent. utriculosa* bei etwa 15° , für die Sommerarten noch höher. Je später im allgemeinen die Blütezeit, desto höher liegt das Temperaturminimum, ausgenommen die Herbstformen, bei denen letzteres wieder abnimmt.

Wenn es nun auf der einen Seite ein Temperaturminimum gibt, bei der die Blütenöffnung eben noch stattfindet, so ist man geneigt, auch nach einem etwa vorhandenen Temperaturmaximum zu forschen. Pfeffer z. B. gibt für die Liliaceenblüten auch ein solches an, es soll bei etwa 29° liegen. Für die Gentianaceen konnte dies nicht bestätigt werden, ja, bei etwa 30° ist in vielen Fällen erst die größte Öffnungsweite erreicht. Indessen konnte auch eine Steigerung der Temperatur bis auf 50° im feuchten Raum keine Schließbewegung herbeiführen (*Gent. verna*, *acaulis*, *utriculosa*).

Hat man geöffnete Blüten aus höherer in niedrigere Temperatur gebracht, und dadurch eine Bewegung in der Richtung des Schließens hervorgerufen, so hält diese Schließbewegung auch dann an, wenn man die Temperaturerniedrigung rückgängig macht. Diese Beobachtung wurde an mehreren Arten gemacht, und hier sei ein Versuch mit *Gent. ciliata* mitgeteilt. Blüten dieser Art wurden, nachdem sie bei 19° keine Blütenbewegung mehr zeigten, einer Temperatur von $14,5^{\circ}$ ausgesetzt. Nach 10 Min. schon war eine Blüte geschlossen, andere zeigten 10—20 mm Schließbewegungen. Nach Ablauf dieser 10 Min. wurden die Blüten in 19° zurückversetzt. Nichtsdestoweniger geht die Schließbewegung bei einigen Pflanzen noch 10 Min. weiter und erst nach 20 Min. zeigen sämtliche Blüten wieder Öffnungsbewegungen.

Im Wasser gehen die Bewegungen bei Temperaturunterschieden ebenso vor sich, wie an der Luft, wenn die Korolle nicht völlig mit der Flüssigkeit durchtränkt ist.

3. Schüttel- und Stoßwirkung.

Nachdem wir die vollständige Abhängigkeit der Blütenbewegung von der Temperatur kennen gelernt haben, wenden wir uns der Eigenschaft der *Gent.*-Blüten zu, welche von Goebel als „seismonastische“ bezeichnet wurde. Goebel schreibt, daß der Wind nahe am Boden zu schwach ist, um bei so niedrigen Pflanzen, wie z. B. *Gent. utriculosa* Schließbewegungen zu bedingen. Werden diese Blüten jedoch abgepflückt und in der Hand getragen, d. h. den Erschütterungen des Windes voll ausgesetzt, so schließen sie sich nach kurzer Zeit. Nun wirkt der Wind indessen nicht nur erschütternd auf die Blüten, sondern er veranlaßt auch eine Abkühlung, welche für diese empfindlichen Blüten verhältnismäßig stark ist. Dieselbe Kombination von Erschütterung und Temperaturerniedrigung haben wir beim willkürlichen Schütteln der Blüten. Wir müssen also versuchen, die Temperatursenkung auszuschalten, was erreicht wird, wenn wir die Blüten möglichst ohne Bewegung er-

schüttern. Weber benutzte dazu einen Schüttelapparat und konnte hiermit bei *Gent. verna* keine Bewegung auslösen. Ich selbst ging so vor, daß ich Pflanzen mit Ballen ausgrub, eintopfte und nun die Blüten dadurch stark erschütterte, daß ich die Töpfe eine Zeitlang in kurzen Abständen ein wenig hob und heftig gegen die Unterlage niederstieß. Zu diesen Versuchen nahm ich besonders die empfindliche *Gent. utriculosa*, ohne auch nur in einem Falle einen Millimeter Schließbewegung zu bekommen.

Sollte also die ganze seimonastische Reizbarkeit auf Temperaturwirkung beruhen? Wenn man die Blüten heftig schüttelt, dann erfahren sie nicht nur eine Abkühlung, sondern die einzelnen Blütenblätter erleiden eine fortgesetzte Hin- und Herbewegung, sie werden teils nach außen, teils nach innen gebogen und so die einzelnen Zellen mehr oder weniger gepreßt und gezerrt. Hierauf machte schon Weber aufmerksam und bezeichnete die Reaktion auf diesen Reiz als Biegungs- oder Zerrungsreizbarkeit. Ob diese Verbiegung tatsächlich als Reiz wirkt, sollte nun nachgeprüft werden. Das geschieht am besten, wenn man die Blüten mit der einen Hand festhält und mit der anderen langsam darüber hinstreicht, so daß die Petalen eine längere Auf- und Abbewegung erleiden, wie es Weber angibt, der indessen weniger Rücksicht auf Temperaturänderungen nimmt. Bei einem solchen Versuch verwendete ich *Gent. utriculosa*. Die

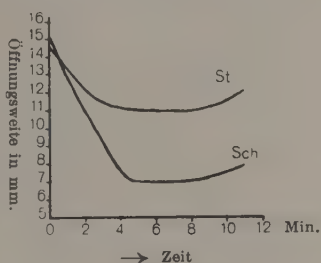


Fig. 3.

Reizung dauerte nur wenige Sekunden und ich fand niemals eine viel stärkere Reaktion bei dieser Art als bei den anderen der Gattung, z. B. *Gent. verna* oder *acaulis*. Nun wurden Pflanzen abgepflückt und sehr kräftig geschüttelt. Hier mußte sich dann die „Biegungsreizbarkeit“ mit der thermischen einigen und tatsächlich zeigte sich in diesen Fällen eine viel schnellere und stärkere Schließbewegung. Einen solchen Versuch zeigt die folgende graphische Darstellung. (Fig. 3.)

Bei den nur durch Zerrung gereizten Blüten findet sich eine durchschnittliche Schließbewegung von 180° auf 100° (14,7 mm vor der Reizung, 11,1 mm danach), also um 80° , bei den geschüttelten dagegen eine solche von 180° auf 56° , also um 126° (15 mm vor, 7,1 mm nach der Reizung). Natürlich hätte in beiden Fällen bei längerer Reizdauer eine stärkere Bewegung erzielt werden können, jedoch kam es hier nur auf eine Gegenüberstellung unter gleichen Bedingungen an. Die Temperatur war

in allen Fällen unverändert gleich der Sonnenwärme und deshalb nicht fortlaufend gemessen. Sie betrug etwa 30° . Kontrollblüten zeigten während der Versuchsdauer keine Veränderung. St. gibt die durchschnittlichen Öffnungsweiten der durch Streichen gereizten, und Sch. die der durch Schütteln gereizten Blüten an.

Bei weniger empfindlichen Arten kann man durch Schütteln kaum eine bedeutende Schließbewegung verursachen, weil für sie die Abkühlung sowohl als auch der Zerrungsreiz zu schwach sind, z. B. bei *Gent. verna*. Nun gibt Weber an, daß er in der Umgebung von Graz *Gent. verna* fand, dessen Reaktionszeit auf Stöße sehr kurz ist. Er nennt jedoch verschiedene Bedingungen; so sollen ganz junge Blüten verwendet werden. Diese Erfahrung konnte ich für die meisten Arten bestätigen. Der Grund ist wohl, daß diese Reizbarkeit, eine Nebeneigenschaft der die erste Entfaltung bedingenden Zellen, natürlich bei jungen Blüten am stärksten auftritt, eben, weil der Entfaltungsapparat hier noch überaus funktionsfähig ist.

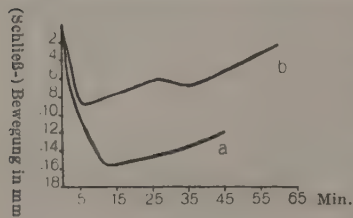


Fig. 4.

Als zweite Bedingung gibt Weber an, die Pflanzen müßten sich am natürlichen Standort befinden, dürften nicht abgepflückt sein. Ich konnte bei meinen Versuchen jedoch keinen Unterschied in

der Reaktion abgepflückter und nicht abgepflückter Blüten erkennen, wenn sie nur frisch waren.

Ferner sollte möglichst warmes, sonniges Wetter sein. Es wurde nun nachgeprüft, welchen Anteil die Temperatur hieran hat. Zu diesem Zwecke wurden die Blüten bei ganz verschiedenen Temperaturen gereizt. Ich verwendete dazu einmal *Gent. Kochiana* und zwar wurden in einem Falle Blüten gereizt, die sich in einer Temperatur von 14° befanden (Fig. 4a), dann solche in voller Sonne bei $26-28^{\circ}$ (4b). Nach diesem Versuch ist die Schließbewegung bei 14° ziemlich doppelt so groß wie bei 28° . Die bei den einzelnen Messungen sich ergebenden Differenzen der Öffnungsweite sind in den folgenden Kurven (Fig. 4) aufgezeichnet. Störende Temperaturschwankungen waren natürlich vermieden.

Ein ähnlicher Versuch bei *Gent. verna* ergab:

Temperatur	Schließbewegung
13°	35,5%
18°	15%
19°	12,5%
22°	7,6%

Nun beweisen diese Resultate keineswegs, daß bei warmem sonnigen Wetter die Reizwirkung tatsächlich kleiner ist, als bei kaltem, feuchtem. Sämtliche Versuche sind nämlich bei gleicher Wetterlage (und zwar sonniger) gemacht worden. Nur soviel steht fest, daß es nicht die höhere Temperatur ist, welche die Reizbarkeit fördert, da neben der Temperatur bei verschiedener Witterung viele andere Faktoren verändert sind, deren Wirkung wir zusammenfassen, wenn wir von „Reizstimmung“ sprechen. Man kann z. B. an den elektrischen Zustand der Atmosphäre denken. Auf die Feuchtigkeit soll später noch eingegangen werden. Ferner ist es möglich, daß bei längerer Reizdauer oder stärkerer Stoßreizbarkeit diese eigentliche Temperaturwirkung verdeckt wird.

Weber gibt ferner an, daß die Blüten von *Gent. verna*, welche er in der Umgebung von Graz fand, viel stärker reizbar sind, als es Goebel in den „Entfaltungsbewegungen“ beschreibt. Es ist daher anzunehmen, daß der Grad der Empfindlichkeit mit dem Standort zusammenhängt. Zu diesem Zwecke wurden Blüten von *Gent. verna* auch aus dem Gebirge untersucht, und es sollen hier die Ergebnisse mit Blüten von der Gindelalm bei Schliersee mitgeteilt werden. Die Temperatur während der Reizung betrug ziemlich gleichmäßig 23,5°. Sie sinkt für wenige Minuten, als die Wiederöffnung schon begonnen hat, beeinflusst also das Ergebnis nicht. Die durchschnittliche Öffnungsweite beträgt bei Versuchsbeginn 22,1 mm, 2 Min. nach der Reizung 17,2 mm, 5 Min. danach 15,8 mm, 12 Min. danach 13,1 mm und nach 20 Min. beginnt bereits die Öffnungsbewegung. Gibt man die Öffnungsweiten in % an, so sieht man gleich den Unterschied gegenüber den Blüten aus der Ebene:

100%	bei Versuchsbeginn,
78,1%	2 Minuten nach der Reizung,
71,7%	5 " " " " "
59,5%	12 " " " " "

Die Schließbewegung beträgt somit 40,5%, also mehr als bei der größten Schließbewegung der Ebenblüten (35,5%). Wiederholung bestätigte dieses Ergebnis.

Um eine etwa vorhandene Abhängigkeit der Blütenöffnung von dem Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre festzustellen, wurde mit *Gent. utriculosa*, der reizbarsten Art, ein Versuch daraufhin angesetzt. Es wurden dazu zwei Glaskästen benützt. In einem davon wurde die Luftfeuchtigkeit mittels Kalziumchlorid auf ein Minimum reduziert, während im anderen durch Auslegen mit feuchtem Fließpapier und Einbringung von Wasserdampf eine mit Feuchtigkeit gesättigte Atmosphäre geschaffen

wurde, in welcher dann ein Haarhygrometer auf 100 Teilstriche geeicht wurde. Nachdem sich die Temperatur in beiden Kästen ausgeglichen hatte, wurden in den feuchten Kasten am Mittag blühende Exemplare von *Gent. utriculosa* eingesetzt. Nach 4 Stunden erfolgte die erste Kontrollmessung. Sie ließ keine Veränderung erkennen. Nun wurden die Blüten, um einen möglichst großen Kontrast zu schaffen, in den Trockenkasten gebracht. Die erste Ablesung geschah nach 2 Stunden. Das Hygrometer zeigte nur noch 33,5 Teilstriche Ausschlag und trotzdem war die Öffnung der Blüten gleichgeblieben. Ein Ergebnis war auch bei einer späteren Kontrollmessung nicht zu verzeichnen. Demnach ist also der Feuchtigkeitsgehalt der Luft in weiten Schranken gänzlich bedeutungslos für die Blütenbewegungen.

Mechanik der Bewegungen.

Nachdem wir diejenigen Einflüsse der Außenwelt kennen gelernt haben, welche eine Bewegung der Blütenblätter auslösen, sei nun

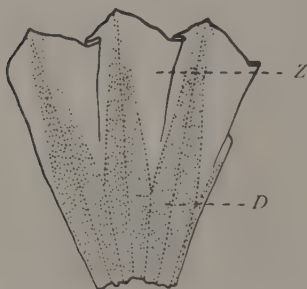


Fig. 5. Stück einer ausgebreiteten Korolle von *Gent. acaulis*. *z* = Zwischenzipfel, *d* = derbgebauter Streifen (0,75 : 1).



Fig. 6. *Gent. acaulis*, geöffnete Blüte von der Seite (0,75 : 1).



Fig. 7. *Gent. acaulis* geschlossen (0,75 : 1).

im Folgenden auf diese selbst eingegangen. Zu diesem Zweck sei zuerst der Aufbau der Korolle und zwar bei *Gent. acaulis* besprochen. Wie Goebel für *Ipomaea* beschreibt, haben wir auch hier fünf derb gebaute außen dunkelblau gefärbte Längsstreifen, welche im unteren Teile der Blumenkronröhre dieselbe ausschließlich zusammensetzen. Es finden sich dort zwischen ihnen in der Verlängerung der angewachsenen Staubfäden fünf Längsfurchen vor, welche sich im oberen Teile verbreitern zu in der Mitte eingefalteten Zwischenzipfeln von leuchtend blauem Farbton und von viel zarterer Beschaffenheit. Ein Stück dieser ausgebreiteten Krone ist in Fig. 5 abgebildet. Während die linke Hälfte der Zwischenzipfel ohne scharfe Grenze in den derberen Teil übergeht,

findet sich zwischen der rechten Hälfte und dem benachbarten derberen Teil eine scharf ausgeprägte Falte. Wenn sich die Blüten nun schließen, dann gelangen die zarten Teile nach innen und die derberen Längsstreifen, die ebenso wie bei den Convolvulaceen ein wenig asymmetrisch sind, legen sich etwas gedreht darüber und bilden so die nach außen gekehrten Teile der geschlossenen Blüte, daher „Schutzstreifen“ genannt. Fig. 6 zeigt eine Blüte von *Gent. acaulis* in geöffnetem, Fig. 7 eine solche in geschlossenem Zustande.

Betrachten wir zum Vergleich die Blüte von *Gent. verna*. Fig. 9 stellt eine Blüte von oben gesehen dar, während Fig. 8 einen Teil der ausgebreiteten Korolle zeigt. Wie bei *Gent. acaulis* wird auch hier der untere Teil der Kronröhre von stärker gebauten Streifen,

welche die zarteren Teile der geschlossenen Blüte umhüllen, gebildet. Hingegen sind die sich weiter oben einschaltenden Zwischenzipfel et-

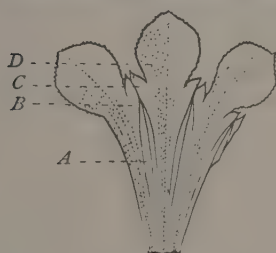


Fig. 8.

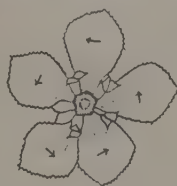


Fig. 9.

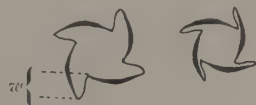


Fig. 10.

Fig. 8. Stück einer ausgebreiteten Korolle von *Gent. verna*. *a* = mittlerer weißer Teil der Zwischenzipfel, *b* und *c* = eigentliche Zwischenzipfelhälften, *d* = derber gebauter Teil der Hauptpetalen (1:1).

Fig. 9 (nach Müller). *Gent. verna*-Blüte von oben gesehen. Die Blütenblätter werden zu Beginn der Schließbewegung schräg gestellt und zwar so, daß die eingezeichneten Pfeile schräg nach abwärts zeigen (1:1).

was anders gebaut. Wir finden ein tieferes, mittleres Stück von weißer bis blaßblauer Farbe (*a*), das direkt aus der Falte im unteren Kronröhrenteil hervorgeht, und darüber den zweiteiligen eigentlichen Zwischenzipfel (*b*, *c*), der hier viel kleiner als das Hauptblütenblatt ist. Der rechte Teil ist auch hier gegen das rechte Blütenblatt durch eine scharfe Falte abgegrenzt, während der linke fast glatt in das benachbarte Blütenblatt übergeht. Die beiden Hälften sind meist ungleich groß. Nun sind bei der *Gent. verna*-Gruppe außerdem auch die Hauptpetalen nicht gleichmäßig aufgebaut, sondern wir finden hier einen derber gebauten Teil, der sich bei der Einrollung nach außen legt, und den in den Zwischenzipfel übergelenden Teil, der nach innen zu liegen kommt. Beide Teile sind jedoch nicht scharf voneinander abgegrenzt, sondern gehen ineinander über.

Auf welche Art und Weise geht nun die Schließbewegung vor sich? Seeger gibt darüber für *Gent. prostrata* an, daß die Schließbewegung dadurch hervorgerufen wird, daß sich die Intrapetalzipfel, ohne sich zu falten, vor die Hauptpetalen hinschieben. Seine schematische Darstellung sei hier teilweise wiedergegeben. (Fig. 10.)

Nach S. kommt „die Einrollung der Blumenkrone nur durch Krümmungsänderung an den mit *w* bezeichneten Stellen“ zustande. In dessen stehen diese Angaben im Widerspruch zu den Befunden bei sämtlichen anderen Arten, bei denen ich in jedem Falle die Zwischenzipfel eingefaltet fand. Es muß also *Gent. prostrata* eine andere Knospenlage als die Mehrzahl der anderen *Gent.*-Arten haben.

Goebel führt an, daß es sich beim Schließen einerseits um eine seitliche Drehung der Hauptpetalen handelt, andererseits um eine Hebung derselben. Auch er hält die Zwischenzipfel für die Teile, welche durch Zu- oder Abnahme ihrer Schenkel die Bewegung der Blüten verursachen, weißt aber darauf hin, das eine Auf- und Abwärtsbewegung der Blumenkronzipfel hinzukommt und hält es nicht für ausgeschlossen, daß sich die Intrapetalen ganz passiv verhalten.

Um darüber Klarheit zu erhalten, wurden die Zwischenzipfel samt den zarteren Teilen der Hauptpetalen vollständig weggeschnitten (*Gent. verna*), so daß nur die bei eingerollten Blüten nach außen sehenden Teile stehen blieben. So waren z. B. zwei derartig behandelte Blüten bei 24° geöffnet. Nachdem sie in 13° gebracht wurden, schlossen sie sich ruckartig, die eine nach 2,5, die andere nach 3,5 Min. Später wurden sie wieder in 24° zurückversetzt und öffneten sich nach kurzer Zeit vollständig. Da die gehobenen Blütenblattreste in diesen Fällen beim Blütenverschluß keinen Widerstand mehr fanden, so bogen sie sich oft weit über die senkrechte Lage hinaus, was man besonders beobachten konnte, wenn nicht mehr alle Zipfel reizbar waren.

Gleiche Versuche mit *Gent. acaulis* hatten das gleiche Resultat. Die Blüten von *G. acaulis* und *verna* mit den ausgeschnittenen Intrapetalen wurden am Abend in kühlere Temperatur gebracht, wobei sie sich wieder schlossen, am nächsten Morgen jedoch von neuem volle Öffnung zeigten. Die Bewegungsreaktionen auf äußere Reize hin sind also trotz Entfernung der Zwischenzipfel nicht im geringsten gestört worden. Wir können somit ohne weiteres behaupten, daß auch bei den normalen Blüten die Intrapetalen keinen aktiven Anteil an den Entfaltungsbewegungen haben. Diese Bewegungen werden also ausgeführt durch den derberen Teil der Hauptpetalen und zwar muß einmal eine Hauptzone der Reizbarkeit vorhanden sein, welche die Hebung der Blumenblätter aus der wag-

rechten in die senkrechte Lage bedingt. Diese Hauptzone liegt bei *Gent. verna* und Verwandten an der Stelle, an welcher die freien Petalen in die Blumenkronröhre übergehen. Neben dieser eigentlichen Blütenbewegung findet dann die Einrollung der Blumenblätter statt. Dabei erfahren diese der ganzen Länge nach eine Wölbung, weshalb die diese Veränderung bedingenden Zellen nicht auch an einer Stelle lokalisiert sein können, sondern über das ganze Blumenblatt verteilt sein müssen. Sie unterscheiden sich von denen der Hauptbewegungszone lediglich durch ihre geringere Reizbarkeit, die im übrigen gleicher Art zu sein scheint. So konnte ich manchmal beobachten, daß Blüten, die schon älter waren, wohl ihre Petalen noch senkrecht auf und ab bewegten, jedoch keine Einwölbung oder Einrollung mehr zeigten. Die Ursache hierfür ist wahrscheinlich, daß die Reizbarkeit allgemein nachgelassen hat, so daß sie nur noch in der sehr empfindlichen Hauptzone bemerkbar ist.

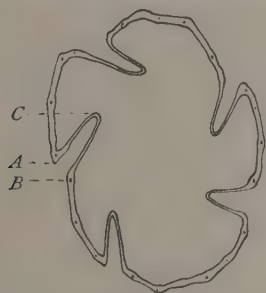


Fig. 11.

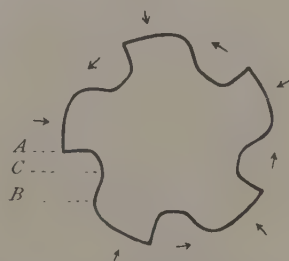


Fig. 12.

Fig. 11. Querschnitt durch eine geschlossene Blüte von *Gent. acaulis* (2,25 : 1).

Wie kommt nun die Einrollung in die Knospenlage zustande? Die Reizbarkeit des ganzen Blumenblattes erklärt wohl seine Wölbung, und die schwache Asymmetrie dieser reizbaren „Längsstreifen“ kann man teilweise für das Übereinanderschieben der einzelnen Blütenblätter verantwortlich machen. Um jedoch die gleichmäßige Rückkehr in die Knospenlage zu erklären, genügen die Eigenschaften nicht. Der Hauptgrund der schon von Goebel erwähnten vor der Hebung auftretenden Seitwärtsbewegung und Drehung der Petalen, welche die trotz vieler Öffnungs- und Schließbewegungen stets regelmäßige Lage der Petalen bedingt, muß ein anderer sein. Betrachten wir zu diesem Zwecke einen Querschnitt durch eine Knospe in der Höhe der Intrapetalen (Fig. 11). Die Zwischenzipfel liegen vollständig eingefaltet zwischen den Hauptpetalen, und zwar befindet sich bei *a* die starke Falte, welche wir oben auch bei der ausgebreiteten Korolle sahen, während bei *b* die Hauptzipfel ziemlich glatt in die

Intrapetalen übergehen. Bei *c* findet sich die Einfaltung zwischen den beiden Intrapetalhälften. Die Wirkung der Zwischenzipfel beim Schließen der Blüte sei an der nebenstehenden schematischen Zeichnung erläutert (Fig. 12).

Die sich hebenden Hauptzipfel üben auf die Intrapetalen einen Druck aus und ihre seitlichen Enden finden dabei einen ungleich großen Widerstand vor. Bei *b* wird der Zwischenzipfel ohne weiteres mit emporgehoben, denn er geht dort fast gleichmäßig in die Hauptkrone über. Bei *a* hingegen findet sich aus der Knospenlage her die Einfaltung. Da außerdem jene bei *c* noch vorhanden ist, so wird auf dieser Seite der Zwischenzipfel nicht mitgenommen, sondern er gibt in *a* und *c* nach, und der Schenkel *ac* schiebt sich seitlich herüber auf *b* zu. Auf diese Weise kommt auch in den oberen freien Teilen der Hauptzipfel eine Schrägstellung zustande, und die Folge ist, daß sie sich regelmäßig übereinander schieben. Die Blüten kehren also bei ungünstiger Witterung in die Knospenlage zurück, weil sie gar nicht anders können.

Über die Art der Reizbewegung selbst sind nur Vermutungen ausgesprochen wurden. Seeger allerdings gibt an, daß nach Pfeffer die thermonastischen Bewegungen der Gentianaceen Wachstumsbewegungen sind. Er weiß an dieser Stelle auf die Pflanzenphysiologie (1904) hin. Ich bemühte mich vergeblich, in dem Werk die Gentianaceen in dieser Hinsicht erwähnt zu finden und nehme an, daß Seeger aus Pfeffers Untersuchungen über thermonastische Bewegungen bei Liliaceen und anderen, als deren Grund er Wachstum zweier antagonistischer Gewebe erkannt hatte, geschlossen hat, daß nun sämtliche thermonastische Blütenbewegungen auf Wachstumsänderungen beruhen.

Pfeffer sagt nun im gleichen Werk (S. 441): „halten wir uns an die auffälligen Krümmungsbewegungen, so werden nach den bisherigen Erfahrungen im allgemeinen durch die Stoßreize Variationsbewegungen, durch die Tastreize Wachstumsbewegungen ausgelöst.“ Nun hat z. B. Goebel an Kompositenblüten Schließbewegung infolge Stoßreizung nachgewiesen. Man sollte infolgedessen annehmen, daß den Blütenbewegungen bei den Kompositen überhaupt Turgorschwankungen zugrunde liegen. Pfeffer hat jedoch gezeigt, daß es sich auch hier um Wachstumsvorgänge handelt. Allerdings könnte man annehmen, daß beides an einer Blüte vorkommen kann, doch ist jedenfalls hieraus zu ersehen, daß auch bei den Gentianaceen aus der Art der Reizbarkeit nicht auf ihre Ursache geschlossen werden kann. Klarheit konnten hier nur exakte Messungen, wie sie auch Pfeffer vornahm, geben.

Zur Messung dienten Blüten von *Gent. Kochiana* P. & S. Sie sind durchschnittlich bis 5 cm lang. Die Zone, welche hauptsächlich an den Blütenbewegungen beteiligt ist und die etwa 1—2 cm mißt, beginnt etwa 1 cm unterhalb der Spitze. Im geschlossenen Zustand nimmt sie eine fast gerade oder höchstens schwach nach innen konkave Lage ein, in geöffnetem Zustand der Blüte ist sie stark konkav nach außen gebogen und zwar entspricht die Krümmung etwa einem Kreise vom Radius 1,5 cm. Die Messung wurde derart vorgenommen, daß eine Blütenhälfte fortgeschnitten wurde und an den stehengebliebenen Blütenblättern im Bereich der Hauptbiegungszone innen und außen Marken mit weißer Farbe aufgetragen wurden, immer je zwei dicht nebeneinander. Die Blüten wurden dann abwechselnd in höhere und niedere Temperatur gebracht und nach jeder Bewegung der Abstand der Marken von neuem gemessen. Als Meßinstrument diente ein Winkel-Horizontalmikroskop. Ein Teilstrich der Messungen ist gleich 21 μ . Mit einzelnen Blüten konnten bis sechs Messungen vorgenommen werden. Die Ergebnisse zeigen die folgenden Tabellen (Angaben in Teilstrichen).

	nach Öffnung	nach Schließung	nach Öffnung	nach Schließung	nach Öffnung	nach Schließung	nach Öffnung
Blüte I außen . . .	79,5	79	79	79	80		
„ . . .	63	62	63	63	63		
„ . . .	80	80	80	80	80		
„ innen . . .	89,5	85	88	86	90		
„ . . .	99	95	100	97	100		
Blüte II außen . . .		83,5	83	83,5	83	83	82,5
„ . . .		58	57,3	58	58	58	58
„ innen . . .		84	88	83	87	85	88,5
„ . . .		80	85	82	85,5	82,5	86
Blüte III außen . . .	63	64	64	64	64		
„ . . .	60	60	60	60,5	60,5		
„ innen . . .	55	53,5	55	54	57		
„ . . .	53,5	50	53	51	53,5		

Die Messungen auf der Innenseite ergaben nach der Öffnungsbewegung eine durchschnittliche Zunahme um 4 Teilstriche. Würde die Bewegung auf Wachstum beruhen, dann müßte diese Zunahme beibehalten werden, und nach der Schließbewegung dürfte die Messung keinen Unterschied ergeben. In Wirklichkeit zeigt sich aber eine durchschnittliche Abnahme um 3 Teilstriche. Wenn wir für 3 Blüten, bei denen je 5 Messungen stattfanden, die Durchschnittsdifferenzen berechnen, so ergibt sich:

Nach der	1. Schließbewegung:	— 3,6	Teilstriche.
„ „	1. Öffnungsbewegung:	+ 3,3	„ .
„ „	2. Schließbewegung:	— 2,1	„ .
„ „	2. Öffnungsbewegung:	+ 3,1	„ .

Beim Vergleich der Anfangs- und Endziffern der Messungen zeigt sich, daß trotz der jedesmaligen Schwankung eine kleine Zunahme in den meisten Fällen beibehalten wird. Es ist also wahrscheinlich, daß unabhängig von den Turgorschwankungen ein beständiges Wachstum der Blütenblätter stattfindet, das jedoch im Vergleich zu jenen sehr gering ist.

Wie verhält sich nun die Außenseite? Wir können hier zwei Gruppen unterscheiden; zu der einen gehört z. B. Blüte 1 u. a., zur anderen Blüte 2 u. 3. Bei beiden sind die Schwankungen nie größer als 0,5 mm — 1 mm, ja es sind in vielen Fällen solche überhaupt nicht wahrzunehmen. Bei der 1. Gruppe (1 u. a.) finden wir neben zahlreichen Angaben einige Abnahmen nach der Schließbewegung und einige Zunahmen nach dem Öffnen der Blüten. Die Veränderungen lassen sich nur dadurch erklären, daß Verkürzung oder Verlängerung der Innenseite so groß ist, daß die Außenseite davon in Mitleidenschaft gezogen wird. Bei Gruppe 2 (2 u. 3) verlaufen die schwachen Bewegungen denen der Innenseite gerade entgegengesetzt. Es ist möglich, daß eine schwache Reizbarkeit hier auch der Innenseite zukommt. Jedoch könnte sich diese Erscheinung auch derart erklären lassen, daß Wasserentziehung oder Wasserabgabe der Innenseite diese schwachen Veränderungen bedingen. Auch auf der Außenseite finden wir beim Vergleich der Anfangs- und Endziffern eine geringe Zunahme gegen den Schluß der Versuche und somit auch ein schwaches Wachstum.

Das Endergebnis der Messungen ist also folgendes: Träger des reizbaren Gewebes ist praktisch nur die Innenseite. Ein Antagonismus ist nicht vorhanden. Die Blütenbewegungen kommen durch abwechselnde Verlängerung und Verkürzung der Innenseite zustande. Unabhängig davon und nebenhergehend findet ein beständiges Wachstum auf beiden Seiten statt.

Fig. 13 zeigt die Zu- und Abnahme einer gemessenen Strecke der Innenseite während der Blütenbewegungen.

Nachdem diese Messungen also bewiesen hatten, daß die Blütenbewegungen auf Turgorveränderungen beruhen, mußte es möglich sein, dieses Resultat durch andere Versuche zu bestätigen. Es wurden ganze Blüten in plasmolysierende Mittel gebracht. Trotz stundenlangen Einwirkens derselben fanden keine Schließbewegungen statt, da die Flüssigkeit wahrscheinlich nicht imstande ist, in das Gewebe einzudringen. Das gleiche negative Resultat zeitigte Bestreichen mit Glycerin. Schneidet man jedoch sämtliche Blütenblätter etwa längs der Mittellinie ein, dann

findet in 10%igem Kaliumnitrat nach etwa 20 Min. Schließung der Blüte statt. Bei den angeführten Versuchen war die Temperatur der Flüssigkeit immer etwas höher gehalten als die Temperatur der Umgebung.

Um die plasmolysierende Wirkung deutlich zu veranschaulichen, stellt man den Versuch am besten mit nicht zu dünnen Schnitten an, die man etwa längs der Mittellinie der Blütenblätter entnimmt. Es wurden zuerst solche von *Gent. Clusii* benützt. Aus einer Lufttemperatur von 21° in Wasser von 21° gelegt, nahmen sie eine scharfe Öffnungsbiegung ein. Nach Überbringung in 10%ige Kaliumnitratlösung von 22,2° gingen sie innerhalb 3—5 Min. in die Kurve der geschlossenen Blüte über. Wieder in das Wasser zurückgebracht, nahmen sie teils schon nach 8 Minuten teils erst später die Biegung der geöffneten Blüte wieder ein. Der Versuch ist solange wiederholbar, wie die Schnitte nicht gelitten haben. Das ist für die einzelnen Arten verschieden lang. So wurden bei Schnitten von *Gent. bavarica* eine Umbiegung schon nach $\frac{1}{2}$ —1 $\frac{1}{2}$ Min. erreicht, doch konnte man die gleichen Schnitte selten zweimal verwenden. Übrigens nehmen die Schnitte in der plasmolysierenden Flüssigkeit nicht nur eine gestreckte Lage, sondern sogar eine positive Krümmung an, so daß man sie auch in gekrümmten Zustände herausnehmenn kann.

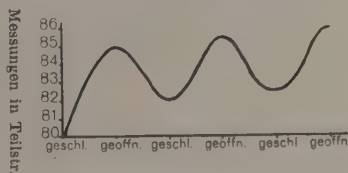


Fig. 13.

Wenn zwei antagonistische Gewebe vorhanden wären, so müßte, da sie beide aus leicht sich vermehrenden Zellen bestehen würden, das plasmolysierende Mittel auf beide einwirken. Da wir in allen Fällen nur eine Wirkung auf das an der Innenseite liegende Gewebe feststellen können, so werden die hier liegenden Zellen auch die der Außenseite um ein vielfaches in ihrer Reizbarkeit übertreffen und somit für alle Blütenbewegungen ausschlaggebend sein. Sobald aber nur eine Seite der Blütenblätter für die Bewegungen in Betracht kommt, ist nur eine Variationsbewegung möglich.

Schließlich kann ich noch einen anderen Versuch anführen, der auf Turgorveränderungen schließen läßt. Führt man in die offene Blüte einen glühenden Draht oder auch eine möglichst kleine Gasflamme ein, so findet ein Blütenverschluß, Rückkehr in die Knospenlage, innerhalb einer Sekunde statt.

Beobachtung der Blüten in einer Wasserstoffatmosphäre zeigten, daß hier trotz beträchtlicher Temperatursenkung kein Blütenverschluß

eintritt. Der „Starrezustand“ dauert noch an, nachdem die Blüten sich schon wieder 24 Stunden in normaler Umgebung finden.

Vergleich der Reizbarkeit verschiedener Arten.

Sektion *Asterias* Ren.

***Gentiana lutea* L.**

Auch bei stärkstem Regenwetter wurde bei dieser Pflanze keine Schließbewegung der Blüten beobachtet; weder durch kalte Nächte noch durch stärkere Temperatursenkungen bei Versuchen (über 12°) wurde sie hervorgerufen. Lediglich bei verblühten Exemplaren findet eine Einkrümmung der Blütenblattspitzen in der Schließrichtung statt. Seismonastische Reizbarkeit konnte ebenfalls nicht festgestellt werden.

Sektion *Coelanthæ* Ren.

***Gentiana purpurea* L.**

Es wurden keine eingehenderen Messungen vorgenommen. Seismonastische Reizbarkeit konnte nicht festgestellt werden. Hinsichtlich der Lichtwirkung steht diese Gruppe den anderen gleich. Einzig Temperaturschwankungen veranlassen größere Bewegungen.

***Gentiana pannonica* Scop.**

verhält sich nach Weber ebenso, wenn auch in einem Falle nach längerer, starker Reizung eine Schließbewegung stattfand. Der von ihm beobachtete vollständige Blütenverschluß nach 2 Minuten langem Halten unter den Wasserleitungsstrahl beruht nicht auf der Stoßwirkung, sondern auf der Temperatursenkung.

Sektion *Pneumonanthe* Neck.

***Gentiana asclepiadea*.**

Das Temperaturminimum bei *Gent. ascl.* beträgt etwa 17°, vollständig geöffnet sind die Blüten oft erst bei 18—20°. Verdunkelungsversuche bei konstanter Temperatur hatten nicht den geringsten Einfluß. Eine Prüfung auf seismonastische Reizbarkeit ergab bei 30% der Blüten eine schwache Schließbewegung, doch kann man *Gent. ascl.* keineswegs zu den empfindlichen Arten zählen, da auch bei nicht zu kaltem Regenwetter die Blüten oft teilweise geöffnet sind. Weber fand zum Teil ausgeprägtere seismonastische Reizbarkeit vor.

***Gentiana Pneumonanthe* L.**

Die Blüten sind erst bei 21° vollständig geöffnet. Das Temperaturminimum liegt etwa bei 19°. Abends sind die Blüten bei 22° vollständig

engerollt. Verdunkelung hatte kein positives Ergebnis. Nach Temperatursenkung von 8° trat Blütenverschluß nach 8 Min. ein, auch bei einer Verminderung von 5° trat noch eine ansehnliche Bewegung auf. Auf Stoßreizung findet nicht die geringste Bewegung statt. Auf wenig seimonastische Reizbarkeit läßt außerdem schließen, daß beim Zerschneiden und Auseinanderbreiten der Korolle diese keine Schließbewegung ausführt und damit der Ausbreitung keinen Widerstand entgegensetzt, was bei anderen reizbaren Blüten der Fall ist.

Weber fand bei *Gent. pn.* in den meisten Fällen nach mechanischer Reizung eine Schließbewegung, allerdings nur schwach. Wenn er einen Fall beschreibt, bei dem er durch Stöße ein Öffnen der Blüte erreichte, so beruht das darauf, daß durch Dehnung der Innenseite infolge Temperaturzunahme eine große Spannung in der Blüte erzeugt wird, weil die Zwischenzipfel durch ihre Einfaltung der Öffnungsbewegung einen gewissen Widerstand entgegensetzen. Beim Hin- und Herstreichen wird diese Spannung zum Teil gelöst und die Blüten entfalten sich infolgedessen in kurzer Zeit. Ich konnte die gleiche Beobachtung bei *Gent. acaulis* machen.

***Gentiana septemfida* Pall.**

Diese im Münchener Botanischen Garten blühende Art zeigt Übereinstimmung mit den übrigen Gliedern dieser Sektion.

Sektion *Aptera*.

***Gentiana cruciata* L.**

Wenn Weber schreibt: „Die Blüten dieses Enzianes reagieren ganz besonders launenhaft und unberechenbar“, so kann ich das nur bestätigen. Es hängt wohl zum Teil damit zusammen, daß diese Art zu den Blüten gehört, die nach einmal erfolgter Bewegung einige Zeit brauchen, um die volle Reaktionsfähigkeit wieder zu erlangen, was auch Weber angibt. Es wurde eine schwache Photonastie festgestellt, die jedoch leicht von der Temperaturwirkung verdeckt wird. *Gent. cruciata* hat ein ziemlich hochliegendes Temperaturminimum, etwa 20° . Auf Stoßreize hin fanden etwa 15 Min. nach der Reizung Schließbewegungen statt. Die Art ist zu den schwach seimonastischen Blüten zu stellen.

***Gentiana straminea* Maxim.**

aus dem Münchener Botanischen Garten stimmt in ihrer Reizbarkeit etwa mit den Pflanzen der Sektion *Pneumonanthe* überein.

Sektion *Chondrophylla* Bg.

Aus dieser Gruppe habe ich selbst keine Arten untersucht. Es handelt sich um außerdeutsche Pflanzen, von denen einige Literaturangaben vorliegen.

Gentiana prostrata Haenke.

Seeger gibt für diese Art Berührungsreizbarkeit (Thigmonastie) an.

Gentiana quadrifaria Bl.

Die Angaben Bremekamps über diese Art zeigen, daß sie sehr empfindlich für Stoßreiz und für Wärmeschwankungen, doch nicht photonastisch reizbar ist.

Sektion *Thylacites* Rem.

Gentiana acaulis L.

Von den unter diesem Namen zusammengefaßten Unterarten wurde zu den Temperaturschwankungsversuchen hauptsächlich *Gent. Clusii* P. & S. benutzt. Ein Unterschied zwischen ihr und *Gent. Kochiana* P. & S. konnte kaum festgestellt werden. Es wurde schon oben darüber berichtet, daß das Licht auf die Bewegungen dieser Blüten keinen Einfluß hat. Es wurde z. B. ein Verdunkelungsversuch mit kurz vorher aufgeblühten Knospen, die also noch sehr empfindlich sein mußten, vorgenommen. Es findet trotz schwacher Temperaturabnahme keine Schließbewegung statt, im Gegenteil, bei einigen Blüten sehen wir eine Zunahme der Öffnungsweite.

Die geringste Temperatur, bei der eine Öffnung erreicht werden konnte, war 8,5°. Wie unempfindlich die Blüten in älteren Stadien gegenüber thermischen Veränderungen werden, zeigt eine Beobachtung an der Benediktenwand. Bei einer Temperatur von nur 2° fanden sich eine Anzahl Blüten vollständig geöffnet vor. Es wurde ferner die geringste Temperaturdifferenz festgestellt, die bei *Gent. acaulis* noch eine meßbare Änderung der Blütenöffnungsweite hervorruft. Die Reaktionsgröße ist bei den einzelnen Blüten oft sehr verschieden. Daher waren natürlich sehr viele Parallelversuche anzustellen. Differenzen von 2,5° rufen noch ziemlich starke Ausschläge hervor (2—15 mm), solche von 1,5° noch Bewegungen von 0,5—2,5 mm. Wurden die Schwankungen kleiner als 1,5° gemacht, konnte in keinem Falle eine Differenz festgestellt werden. Reizschwellenwert für Temperaturveränderungen ist also etwa 1,5°.

Die seimonastische Reizbarkeit wurde schon im allgemeinen Teil behandelt.

Weber schreibt in seinen Versuchen mit *Gent. Clusii*, daß künstlicher Wind einen Verschuß der Blüte herbeiführte, selbst wenn man den Luftstrom nicht von der Seite, sondern von oben in die offene Blüte blasen läßt. Er glaubt, daß die dabei entstehenden Zerrungen eigentlicher Reizanlaß sind, da nach 2 Minuten schon Schließbewegung eintritt. Es ist nach meinen Ergebnissen klar, daß der Verschuß lediglich auf der Temperaturerniedrigung beruht, die durch den Wind entsteht.

Eine andere Beobachtung kann er sich ebenfalls schwer erklären. Er ließ offene Blüten 10 Min. in Wasser von 20° schwimmen, so daß die Blumenkronröhre innen voll Wasser war und die Kronzipfel dabei flach auf der Wasseroberfläche ausgebreitet lagen. Er konnte dann keine Blütenbewegung beobachten. Nahm er die Blüte vorsichtig heraus und ließ das Wasser auslaufen, ohne sie zu erschüttern, dann begannen sie augenblicklich mit der Schließbewegung. Er kann sich nicht denken, welcher Reiz diese Bewegung auslöst und glaubt schon an eine Zerrung infolge des Wasserdruckes auf die Blumenkrone. Indessen ist auch hier die Erklärung sehr einfach. Das Wasser hatte wahrscheinlich eine geringere Temperatur als die Umgebung, und die Blüten waren an eine etwas höhere Temperatur gewöhnt. In das 20°ige Wasser gekommen, versuchten sie sich zu schließen, konnten aber den Gegendruck des in der Röhre befindlichen Wassers nicht überwinden. Die Zipfel selbst können dabei trotzdem ausgebreitet sein, da sie ja nicht so empfindliches Gewebe wie die Hauptbewegungszone haben. Aus dem Wasser genommen war der Widerstand beseitigt, dazu kam noch die Verdunstungskälte und die Schließbewegung setzte augenblicklich ein.

Die seimonastische Reizbarkeit ist nach Weber so groß, daß nach 3—6 Min. Blütenverschuß eintritt, bei *Gent. Kochiana* erst nach 4—12 Min.

Sektion *Cyclostigma* Griseb.

Gentiana utriculosa L.

Eine Photonastie bei *Gent. utriculosa* ist, wenn gering, sehr schwer nachzuweisen, da beim Verdunkeln der Blüten eine Temperaturänderung von $\frac{1}{2}$ —1° kaum zu vermeiden ist. Dazu kommt eine besonders bei dieser Art gemachte Beobachtung, daß Blüten, wenn sie längere Zeit unter konstanten Bedingungen gehalten werden, Schließbewegungen ausführen, die allerdings nur in seltenen Fällen zum vollständigen Blütenverschuß führen. Bei einem Verdunkelungsversuch z. B. stieg die Temperatur innerhalb des Verdunkelungssturzes um ein Grad, die Folgen waren Öffnungsbewegungen bis zu 2 mm. Wäre tatsächlich eine Lichtwirkung vorhanden,

so müßte sie verschwindend klein sein, da sie durch eine Temperaturerhöhung von 1° verdeckt wird. Das Temperaturminimum zur Blütenöffnung beträgt $15,5^{\circ}$, die Reizschwellentemperatur $\frac{1}{4} - \frac{1}{3}^{\circ}$ (s. oben). Die Feststellungen über die seimonastische Reizbarkeit sind ebenso bereits oben angeführt.

***Gentiana nivalis* L.**

Weber gibt an, daß nach Stoßreizung in 1—2 Min. Schließung eintrat. Diese Art steht bezüglich thermischer Reizbarkeit nach ihm an erster Stelle, bezüglich seimonastischer jedoch hinter *Gent. verna* und *bavarica*. Die Empfindlichkeit für beide Reize scheint demnach nicht genau parallel zu laufen.

***Gentiana verna* L.**

Über die Lichtwirkung bei *Gent. verna* ist oben schon eingehend gesprochen worden. Sie konnte bei ausgewachsenen Blüten nicht festgestellt werden. Das Temperaturminimum beträgt etwa $10,5^{\circ}$. Die geringste Temperaturdifferenz, die noch Bewegung der Petalen veranlaßt, ist etwa 1° . Die Schließbewegung nach seimonastischer Reizung betrug bei Gebirgspflanzen 40 %, bei Ebenepflanzen in der gleichen Temperatur (22° C) nur $7,5\%$, in niederer Temperatur (13° C) 35% . Die von Weber gemachten Beobachtungen zeigen, daß *Gent. verna* der Grazer Gegend viel reizbarer ist.

***Gentiana bavarica* L.**

Ein Verdunkelungsversuch zeigt bei Blüten, deren Außentemperatur durch die Verdunkelung um etwa $1,5^{\circ}$ steigt, eine Zunahme der Öffnungsweite von $1,5 - 5$ mm, bei Blüten, deren Umgebungstemperatur um $0,6^{\circ}$ sinkt, eine Abnahme um etwa 2 mm. Diese Schwankung liegt nun nach früheren Versuchen unter der Reizschwelle. Möglich ist, daß einzelne Blüten empfindlicher sind. Doch könnte sich hier auch Verdunkelung und geringe Temperatursenkung addiert und die Schließbewegung hervorgerufen haben. Die Lichtwirkung wäre allerdings so gering, daß man den Pflanzen keine Photonastie zusprechen kann. Ein anderer Verdunkelungsversuch gab ein gänzlich negatives Resultat. Das Temperaturminimum zur Blütenöffnung beträgt bei *Gent. bavarica* etwa $10,5^{\circ}$, die Reizschwelle etwa 1° . Die seimonastistische Reizbarkeit scheint etwas größer zu sein, als bei *Gent. verna*. Allerdings war der Standort der verglichenen Arten verschieden. Während nämlich *Gent. verna* aus der Ebene geprüft wurde, stammt *Gent. bavarica* vom Schachen. So ist anzunehmen, daß beide Arten auch in der Größe der seimonastischen Reizbarkeit ähnlich sind.

Sektion Amarella Griseb.***Gentiana germanica* Willd.**

Ein Verdunkelungsversuch hat folgendes Ergebnis: Nach $\frac{1}{2}$ Stunde zeigen von 20 Blüten 3 eine geringe Schließbewegung, nach $1\frac{1}{2}$ Stunde 5 weitere. Es scheint somit eine geringe Photonastie vorhanden zu sein. Vergleicht man am Morgen die Öffnungsbewegung an verdunkelten und an hellstehenden Exemplaren, so ist kein Unterschied zu erkennen. Als Temperaturminimum bei *Gent. germ.* konnte etwa $12-14^{\circ}$ festgestellt werden. Die Art zeigt eine schwache seimonastische Reizbarkeit ($1-3$ mm), welche indessen nur durch Messung festgestellt werden kann und äußerlich garnicht in Erscheinung tritt.

***Gentiana stiriaca* Wettst.**

weist nach Weber keine seimonastische Reizbarkeit auf.

Sektion Crossopetalum Fröl.***Gentiana ciliata* L.**

Ein Versuch, die Lichtwirkung betreffend, wurde schon mitgeteilt. Das Temperaturminimum zur Blütenöffnung beträgt bei *Gent. cil.* etwa 15° . Während es also bei den im Sommer blühenden Arten gestiegen ist, fällt es bei den Spätsommer- und Herbstarten wieder ab. Seimonastische Reizbarkeit konnte in keinem Falle nachgewiesen werden, weder morgens noch abends.

***Erythraea centaurium* Persoon.**

Bei *Erythraea* wurde Photo-, Thermo- und Seimonastie beobachtet. Jedoch ist die Reaktion ganz verschieden je nach der Tageszeit, was höchstwahrscheinlich darauf beruht, daß die Blüten, wenn sie eine Öffnungs- oder Schließbewegung ausgeführt haben, eine geraume Zeit brauchen, um von neuem reaktionsfähig zu werden. Nach Pfeffer ist das eine Eigenschaft, die besonders bei photonastischen Blüten auftritt. Beschäftigen wir uns zuerst mit den Verdunkelungsversuchen. Morgens vorgenommene Verdunkelung zeigt erst nachmittags gegen 4 Uhr Blütenverschluß bei sämtlichen Pflanzen; wurden die Blüten mittags verdunkelt, so waren sie nach $2\frac{1}{2}$ Stunden fast alle 75 % oder noch weiter geschlossen. Ein noch später vorgenommener Versuch, um 3 Uhr, zeigte nach zwei Stunden völlige Rückkehr in die Knospenlage bei allen Blüten. Die Temperatur war bei allen Versuchen gleich. Außerdem konnte festgestellt werden, daß Blüten, die in Dunkelheit oder auch nur in schwachem Licht gehalten werden, sich nur in ganz vereinzelter

Fällen über 100° öffnen, selbst wenn die Temperatur über 30° C steigt, während sich gleichzeitig andere Blüten bei viel geringerer Temperatur und größerer Lichtfülle vollständig öffneten. Das Licht ist scheinbar zur Erreichung vollständiger Blütenöffnung bei *Erythraea* unbedingt nötig.

Das Temperaturminimum beträgt etwa 17°, doch öffnen sich die Blüten im Freien erst bei 20—22° vollständig. Abends schließen sie sich schon bei 23—24°, ja schon bei 26°. Die Blüten sind am Spätnachmittage gegen sehr geringe Licht- und Temperaturschwankungen empfindlich, wogegen am Morgen die Reaktion auch bei Temperaturänderungen sehr lange auf sich warten läßt. Blüten, die einer Schwankung von 10° ausgesetzt wurden (4 Uhr nachmittags), waren nach 10 Min. fest geschlossen und öffneten sich nicht mehr am gleichen Tage, selbst wenn sie in eine Temperatur von 33° zurückversetzt wurden. Bei der seimonastischen Reizbarkeit zeigt sich die gleiche Verschiedenheit je nach der Tageszeit. Am Morgen erhielt ich durch Stoßreize kaum eine Veränderung der Öffnungsweite. Es wurden dann eine Anzahl Blüten des Mittags gereizt, mit dem Ergebnis, daß eine Blüte sich nach 12 Min. bis auf 35° geschlossen hatte und andere mehrere gehobene Blütenblätter aufwiesen. Wieder andere zeigten überhaupt keine Reaktion. Reizung zu noch späterer Zeit (4 Uhr) hatte zur Folge, daß schon nach $\frac{1}{4}$ Stunde die meisten der Blüten fest geschlossen waren. Kontrollblüten zeigten während der ganzen Zeit keine Veränderungen.

Erythraea bildet also einen Übergang zu dem anderen Extrem reizbarer Korollen, die gegen Wärme ziemlich unempfindlich sind, aber auf Lichtunterschiede leicht reagieren. Weber fand für *Centaureum umbellatum* Gilib. ähnliche Verhältnisse, nur gibt er keine Photonastie an.

***Swertia perennis* L.**

Versuche mit *Sweertsia* ergaben Übereinstimmung mit *Gent. lutea*. Es finden keine Blütenbewegungen statt.

Bei den früher zu den *Gentianaceen* gestellten *Menyanthaceen* konnte ebenfalls keine Blütenbewegung beobachtet werden.

Vergleicht man zusammenfassend die Ergebnisse Webers mit den meinigen, so fällt auf, daß fast sämtliche von ihm untersuchten Arten viel reizbarer sind, als die des bayrischen Alpenvorlandes. Ferner sei darauf hingewiesen, daß die gefundenen Zahlen und Tatsachen nicht immer an jeder einzelnen Blüte zu demonstrieren sind, da im allgemeinen große individuelle Verschiedenheiten und Abweichungen vorkommen.

Zusammenfassung.

1. Eine eigentliche Photonastie ist bei den Gentianaceen nicht vorhanden, doch trägt das Licht mitunter zur vollständigen Entfaltung der Blütenknospen bei. Diese Lichtwirkung wird indessen schon durch ganz geringe Temperaturänderungen verdeckt. Ausnahmen machen *Gent. ciliata* und *Erythraea centaurium*, die ziemlich stark photonastisch reizbar sind.

2. Die Gentianaceen sind im allgemeinen überaus empfindlich für Temperaturschwankungen. So reagiert z. B. *Gent. utriculosa* schon auf Änderungen von 0,25—0,3° C mit einer Blütenbewegung bis zu 2 mm (Sehne des von den Blütenblattenden bei der Bewegung beschriebenen Halbkreises), *Gent. verna* und *bavarica* auf etwa 1°, *Gent. acaulis* auf 1,5°. Das zur normalen Blütenöffnung erforderliche Temperaturminimum beträgt für

<i>Gentiana acaulis</i>	8,5°	<i>Gentiana utriculosa</i>	15,5°
„ <i>verna</i>	10,5°	„ <i>asclepiadea</i>	17°
„ <i>bavarica</i>	10,5°	„ <i>Pneumonanthe</i>	19°
„ <i>germanica</i>	13°	„ <i>cruciata</i>	etwa 20°.
„ <i>ciliata</i>	15°		

3. Seismonastische Reizbarkeit ist bei den *Gent.* als Stoßreizbarkeit ziemlich verbreitet. Schütteln der Blüten kann nicht als rein seismonastische Reizung gelten, da es gleichzeitig eine Abkühlung derselben bewirkt. Die Reizung wurde also durch Hin- und Herstreichen der Blumenkrone vorgenommen. Weber spricht hier von einem „Biegungs- oder Zerrungsreiz“.

4. Die seismonastische Reizbarkeit ist je nach dem Standort der Pflanze verschieden groß. Ferner ist die Reaktion auf Stöße um so größer, je geringer bei gleicher Wetterlage die Temperatur ist.

5. Nach einer durchschnittlich 5—10 Sek. langen Reizdauer wurde nur in wenigen Fällen ein vollkommener Blütenverschluß beobachtet. Die Schließbewegung beträgt durchschnittlich in Prozenten der Öffnungsweite:

<i>Gentiana bavarica</i>	Schachen	bei 20° = 65%
„ <i>acaulis</i>	Bot. Gart. München	„ 14° = 55%
„ „	„ „ „	„ 26° = 22%
„ <i>utriculosa</i>	Dachau	„ 30° = 45%
„ <i>verna</i>	Gindelalm b. Schliersee	„ 23° = 40%
„ „	Allach b. München	„ 13° = 35%
„ „	„ „ „	„ 18° = 15%
„ „	„ „ „	„ 22° = 7,6%
„ <i>asclepiadea</i>	Bot. Gart. München	„ 23° = 5%
„ <i>germanica</i>	Lochhausen b. München	3%
„ <i>Pneumonanthe</i>	„ „ „	0
„ <i>ciliata</i>	Geitau b. Schliersee	0
„ <i>lutea</i>		0

6. Einen Übergang zu den nur photonastisch reizbaren Blüten bildet *Erythraea centaurium*. Es braucht nach einer Öffnungs- und Schließbewegung ziemlich lange, bis es von neuem reaktionsfähig wird. Die photo-, thermo- und seimonastische Reizbarkeit ist daher zu den verschiedenen Tageszeiten verschieden groß.

7. Das Öffnen und Schließen der Blüten ist eine Variationsbewegung. Träger der reizbaren Zellen ist praktisch nur die Innenseite, ein Antagonismus besteht nicht. Die Blütenbewegungen kommen durch abwechselnde Verlängerung und Verkürzung der Innenseite zustande. Unabhängig davon und nebenhergehend findet ein geringes Wachstum auf beiden Seiten statt.

8. An der Bewegung aktiv beteiligt sind nur die Hauptpetalen, und auch an diesen nur eine kurze Zone. Die Zwischenzipfel spielen eine passive Rolle insofern, als sie durch ihre aus der Knospenlage erhaltene Einfaltung die Schrägstellung der Hauptpetalen und damit die regelmäßige Einrollung bedingen.

Vorstehende Arbeit wurde in der Zeit vom April 1923 bis zum Mai 1924 im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität München angefertigt. Herrn Geheimrat v. Goebel bin ich für seine zahlreichen Anregungen und weitgehende Unterstützung zu großem Danke verpflichtet.

Literatur.

- Bremekamp, Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais, 1915.
Goebel, Entfaltungsbewegungen, 1920. 2. Aufl. 1924.
Müller, H., Alpenblumen, 1881.
Pfeffer, Physiologische Untersuchungen über Öffnen und Schließen der Blüten, 1873.
Ders., Pflanzenphysiologie II, 1904.
Seeger, R., Über einen neuen Fall von Reizbarkeit der Blumenkrone durch Berührung. Sitz.-Ber. d. math.-naturwiss. Klasse der Wiener Akad. d. Wiss., Bd. CXXI, 1912.
Weber, Fr., Die Umschau, 1923.
Ders., Reizbewegungen an Gentianaceenblüten. Österreichische Botan. Zeitschrift, 1924.

Über die Staubblattkrümmungen der Umbelliferen.

Von Wilhelm Troll (München).

Mit 14 Figuren im Text.

Wenige Pflanzenfamilien zeichnen sich durch eine so große Einförmigkeit in ihren Gestaltungsverhältnissen aus, wie die Umbelliferen. Diese Einförmigkeit erstreckt sich auch auf die Knospenlage der Staubblätter und die Bewegungen, welche diese während des Aufblühens ausführen. Dabei ergeben sich vielfach recht eigenartige Krümmungen, über deren Natur bislang nichts näheres bekannt ist. Sie sollen im folgenden bei einer Reihe von Arten, die wir als typische Repräsentanten auswählen, beschrieben und untersucht werden.

Verf. wurde auf sie erstmals nachdrücklich hingewiesen bei Betrachtung einer sich eben öffnenden Blüte von *Sanicula europaea* L. Bei dieser Art sind die besagten Staubblattkrümmungen besonders stark ausgeprägt, die Filamente sind nach Art eines Schwanenhalses gebogen und verlassen diese Lage nur ganz allmählich. Bei der weiteren Verfolgung der Erscheinung zeigte sich, daß ihr Verlauf bei anderen Arten einige interessante Modifikationen aufweist und daß außerdem die Extrorsität der Antheren, die man bei den Umbelliferen ganz allgemein beobachtet, damit in Beziehung steht.

Unsere Aufgabe ist also eine doppelte: einmal die Filamentkrümmungen zu erklären und zweitens das Zustandekommen der Extrorsität der Antheren zu verfolgen.

Es handelt sich dabei vor allem um die Frage: Sind die Krümmungen der Filamente aktiver oder sind sie passiver Natur, d. h. durch Zwangslage der Staubblätter in der Knospe bedingt?

Bekanntlich hat Günthart in seinen „Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie“ (2) versucht, für die primären, d. h. in der Knospe erfolgenden Drehungen der Staubblätter bei den Cruciferen die Raumverhältnisse in der Blütenknospe verantwortlich zu machen. Indem nämlich die beiden kürzeren Staubblätter des äußeren Kreises bei einer Reihe von Arten den längeren des inneren Kreises gegenüber

im Wachstum stark zurück sind, entsteht über ihnen in der Knospe ein Hohlraum, in den hinein die längeren ausweichen sollen, um dabei eine Torsion zu erfahren. Diese wäre also passiver Natur, den Filamenten durch die Raumverhältnisse in der Knospe aufgezwungen. Wie wir an anderer Stelle (3) zeigten, kann diese Auffassung nicht aufrecht erhalten werden. Sie hält der experimentellen Prüfung nicht Stand. Diese lehrt vielmehr unzweifelhaft, daß die Drehung keine erzwungene ist, daß sie vielmehr eine Auswirkung der asymmetrischen Struktur der Filamente während ihres Streckungswachstums darstellt.

Überhaupt kommt der Frage prinzipielle Bedeutung zu, zumal die Tendenz, die inneren Faktoren, wie sie sich zum Teil in der Symmetrie der Organe ausprägen, zugunsten der äußeren zu vernachlässigen, stets sich bemerkbar machte. Namentlich Goebel ist dieser Überschätzung der Raumverhältnisse für die Organentwicklung entgegengetreten und faßt seine Anschauung in den prägnanten Satz (1, S. 298): „Wo sich etwas entwickeln ‚will‘, schafft es sich meist auch Raum und wartet nicht, bis ein Platz ‚frei wird‘.“ Freilich können die Raumverhältnisse in der Knospe in manchen Fällen die Lage und Gestalt der inneren Blütenorgane beeinflussen; man braucht nur an die runzelig eingefalteten Blumenblätter von Papaver zu denken; sicherlich passiver Natur, durch Platzmangel verursacht, ist auch die doppelte S-förmige Krümmung der Filamente in den kleistogamen Blüten von *Lamium alexicaule* L. und was ähnliche Fälle mehr sind.

Diesen Ausnahmefällen gegenüber läßt sich aber ganz allgemein der Satz vertreten: Die Gestalt und Lage der Blütenteile ist von den Raumverhältnissen in der Blüte bzw. Blütenknospe nur in untergeordnetem Maße abhängig.

Die Gleichförmigkeit großer Gruppen der Familie der Umbelliferen erlaubt es, daß wir uns in unserer Darstellung an typische Beispiele halten. Namentlich die Unterfamilie der Apioideen weist wie im Blütenbau im Ganzen so auch in den Staubblattkrümmungen recht einheitliche Verhältnisse auf. Besonderheiten finden sich fast nur bei den schon durch ihren Gesamthabitus eine Sonderstellung einnehmenden Gruppen, so bei der Gattung *Bupleurum* und der Unterfamilie der Saniculoideen.

Für das Gros der Apioideen soll

Heracleum Mantegazzianum Somm. et Lev.
stellvertretend besprochen werden.

Um einen Einblick in die Lagebeziehungen der Blattorgane und die Raumverhältnisse in der Blüte zu bekommen, betrachten wir zunächst den Längsschnitt durch eine ältere Blütenknospe (Fig. 1). Im Zentrum der Blüte erhebt sich der polsterförmige Diskus, das sog. Stilopodium, auf dem die beiden Griffel entspringen. Unter dem wulstförmigen Rande desselben sind Staubblätter und Blumenblätter inseriert. Die Filamente streben aus horizontal orientiertem Grunde gerade aufwärts. Ihr verschmälelter Konnektivteil ist stark gekrümmt und verläuft mit seinem apikalen Teile in der Furche zwischen den beiden Theken an der Außenseite der Anthere. Die Antheren selbst haben

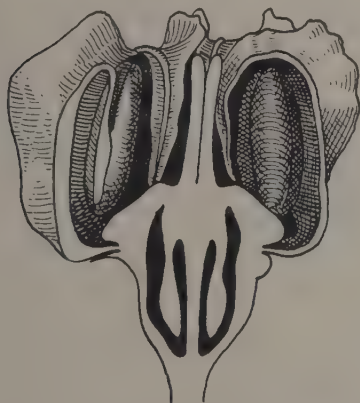


Fig. 1.



Fig. 2.

Fig. 1. Ältere Blütenknospe von *Heracleum Mantegazzianum*, längs durchschnitten. Die Schnittfläche ist weiß gehalten. Der Schnitt liegt in der Mediane des Tragblattes.

Fig. 2. Randblüte von *Heracleum Mantegazzianum*, welche die verschiedenen Formen der Blumenblätter zeigt. Deren Spitze ist mit einem Kreuz bezeichnet.

zu dieser Zeit schon ihre volle Größe erreicht und liegen eingeschlossen in dem Raume zwischen je zwei benachbarten Blumenblättern, dem Diskus und dem Filament, den sie ziemlich vollständig ausfüllen.

Die Petala weisen die für alle Umbelliferen charakteristische Einkrümmung an der Spitze auf (Fig. 1 und 2). Sie verbreitern sich aus schmalerer Basis schnell und bilden zwei seitliche Flügel von wechselnder Mächtigkeit, deren Ränder meist zurückgeschlagen sind. Offenbar ist das Längenwachstum in der Region des Mittelnerven stark gehemmt, während das Randwachstum nicht eigentlich geschmälert ist. Die seitlichen Ränder überholen deshalb die Spitze des Petalums, das auf diese Weise mehr oder weniger tief ausgerandet erscheint. Ganz

bedeutende Ausmaße erreichen diese Kronblattflügel bei den äußeren Blumenblättern der Doldenrandblüten, die bekanntlich bei vielen Umbelliferen stark gefördert sind (Fig. 2). Besonders merkwürdig erscheinen die seitlichen Petala dieser Blüten, da sie nur auf der distalen Seite der Dolde von der Förderung betroffen sind; auf dieser Seite ist der Flügel wohl ausgebildet, während er auf der proximalen Seite die Ausbildung zeigt, die man auch an allen inneren radiären Blüten beobachtet. Übrigens ist diese Ausrandung eine bei Blumenblättern sehr weit verbreitete, bislang noch kaum beachtete Erscheinung, die wir an



Fig. 3.



Fig. 4.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine sich eben öffnende Blüte von *Heracleum Mantegazzianum*, senkrecht zur Mediane des Tragblattes. Links hat sich ein Staubblatt bereits voll entfaltet, die beiden Staubblätter in der rechten Hälfte der Blüte sind in der Entfaltung begriffen.

Fig. 4. Längsschnitt durch eine geöffnete Blüte von *Heracleum Mantegazzianum*, senkrecht zur Mediane des Tragblattes. Man beachte die Exsorsität der Antheren.

anderer Stelle und in einem anderen Zusammenhang werden zu würdigen haben.

In der Knospe sind die Blumenblätter so stark eingekrümmt, daß sie mit ihren Spitzen dem Diskus anliegen. Sie schließen, namentlich mit ihren seitlichen Flügeln, den Innenraum der Knospe fast vollständig ab. Wenn sich die Blüte öffnet (Fig. 3 und 4), so bewegen sie sich nach außen und breiten sich aus, ohne daß dabei aber die Einkrümmung der Spitze ausgeglichen wird: sie wird wohl schwächer, ganz aber verschwindet sie nie — auch ein Hinweis auf die Hemmung des Längenwachstums in der Region des Mittelnerven.

Dagegen strecken sich die Filamente bei der Entfaltung der Staubblätter im apikalen Teile ganz gerade (Fig. 3 und 4), nur ihr basaler Abschnitt behält eine leichte Krümmung bei. Die Entfaltungsfolge ist

die normale, d. h. es streckt sich zuerst das vor dem ersten Kelchblatt stehende Staubblatt. Es folgt das seitlich von ihm im Abstand von $\frac{1}{5}$ stehende als zweites. Auf dieses folgt das gegenüberliegende, dem ersten benachbarte im Abstand von $\frac{2}{5}$, worauf das vierte im selben Abstand und endlich das fünfte. Die Antheren sind nunmehr extrors gestellt.

Etwas anders gestaltet sich die Lage der Blütenteile bei der Gattung

Bupleurum L.

Es wurde *Bupleurum longifolium* L. untersucht.

Eine Überleitung von den bei *Heracleum Mantegazzianum* geschilderten Verhältnissen zu *Bupleurum* bietet *Lophosciadium meifolium* DC. (Fig. 5). Wir sehen hier zunächst ein viel flacheres Stilopodium mit kurzen Griffeln. Die randlichen Wülste desselben greifen weiter vor und im Zusammenhang damit sind Blumenblätter und Filamente mehr horizontal orientiert. Die Blumenblätter sind hier überhaupt kleiner und gedrungener und in ihrem mittleren Teil dicklich. Eine Ausnahme macht davon die Spitze, die ziemlich deutlich abgesetzt und unter dem Rand-



Fig. 5. *Lophosciadium meifolium* DC. Ältere Blütenknospe im medianen Längsschnitt.

wulst des Diskus geborgen ist. Auch die Antheren greifen mit ihrem oberen Ende etwas unter diesen Wulst. Man kann aber kaum sagen, daß sie zwischen ihm und dem Filament eingeklemmt wären.

Das ist jedoch entschieden bei *Bupleurum* (Fig. 6) der Fall. Der Diskus ist hier noch flacher als bei *Lophosciadium*. Seine obere Fläche ist ganz eben, sein Rand aber weit über den Blütenboden vorgezogen, so daß auf der Unterseite eine Art Hohlkehle entsteht. In dieser nun liegen nicht nur die Spitzen der stark gebogenen Blumenblätter, sondern auch die Antheren zu einem beträchtlichen Teile geborgen, wie die Fig. 6I deutlich zeigt. In Fig. 6II ist die Oberansicht einer Blütenknospe wiedergegeben und die Kontur jeder Anthere

punktiert angedeutet. Hier wird auch die Beteiligung der Blumenblätter an der Umhüllung der Antheren recht anschaulich. Wenn sich bei der Entfaltung der Blüte diese Umhüllung lockert, schlüpfen die Antheren durch die Zwischenräume zwischen den Blumenblättern heraus, was hier infolge der mangelhaften Flügelbildung der Petala erleichtert ist; das Filament streckt sich zum größten Teil gerade, während sich die Anthere öffnet. Nachher bewegen sich die Staubblätter nach oben, bis ihnen der Rand des Griffelpolsters eine Grenze setzt. Diese Aufwärtsbewegung der Staubblätter tritt übrigens auch bei *Heracleum Mantegazzianum* ein, wenngleich sie dort nicht so auffällig ist wie hier, wo die Filamente ursprünglich horizontal orientiert sind.

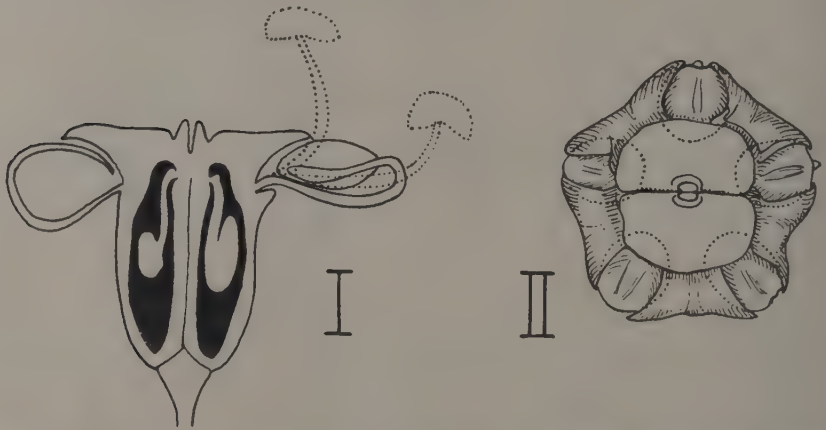


Fig. 6. *Bupleurum longifolium* L. I Medianer Längsschnitt durch eine ältere Blütenknospe. Die Stellung des voll entfalteten und aufgerichteten Staubblattes ist in punktierten Konturen angedeutet. II Etwas jüngere Blütenknospe, von oben betrachtet. Die Konturen der Antheren sind, soweit dieselben verdeckt sind, punktiert angegeben.

Weitaus am interessantesten aber sind die

Saniculoideen,

von denen wir zwei Vertreter betrachten, *Sanicula europaea* L. (Fig. 7 und 8) und *Eryngium Bourgati* Gouan (Fig. 9). Das Stilopodium ist hier nicht konvex polsterförmig, sondern stellt eine Vertiefung mit einem Ringwulst dar, der kümmerlichen Andeutung des bei *Bupleurum* so extrem stark entwickelten Diskusrandes. Wir brauchen ihm hier keine weitere Beachtung zu schenken und bemerken nur noch, daß im Zentrum der Diskusgrube die zwei namentlich bei *Eryngium* sehr langen Griffel entspringen.

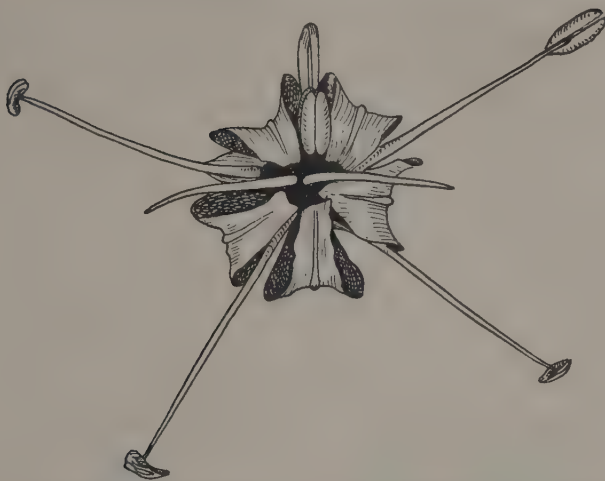


Fig. 7. Blüte von *Sanicula europaea* L., von oben gesehen. Die Staubblätter sind bis auf eines, dessen Anthere eben zwischen den Blumenblättern erscheint, voll entfaltet.

Offenbar in engem Zusammenhang mit dem Fehlen eines Griffelpolsters steht die Lage und Orientierung der Blumenblätter und Filamente. Sind sie bei *Bupleurum* ganz seitlich inseriert und ihre Achsen im Knospenzustand senkrecht zur Blütenachse gerichtet, so ist das hier gerade umgekehrt. Die Insertionsstellen liegen auf der Scheitelfläche des Blütenbodens, die Achsen verlaufen, namentlich bei *Eryngium*, das überhaupt den extremen Typus dieser Gruppe repräsentiert, annähernd parallel zur Blütenachse. Man darf sich aber nicht vorstellen, daß etwa bei *Bupleurum* das Griffelpolster die Staubblatt- und Blumenblattanlagen zur Seite drängt und sich so die andere Insertion dieser Teile bei den Saniculoideen erklären. Wir haben es in diesen Fällen sicher-



Fig. 8. Medianer Längsschnitt durch eine ältere Blütenknospe von *Sanicula europaea* L. Die Schnittfläche ist ganz weiß gehalten. Der Fruchtknoten ist dicht mit hakenförmig eingekrümmten Trichomen bewehrt.

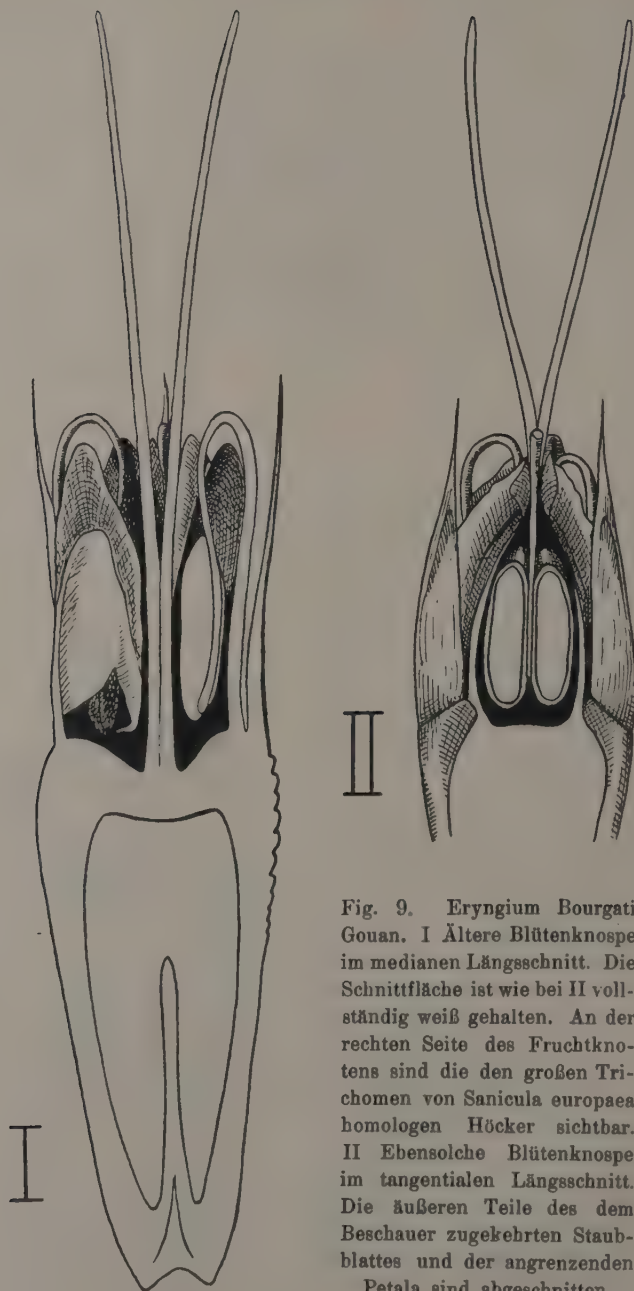


Fig. 9. *Eryngium Bourgati* Gouan. I Ältere Blütenknospe im medianen Längsschnitt. Die Schnittfläche ist wie bei II vollständig weiß gehalten. An der rechten Seite des Fruchtknotens sind die den großen Trichomen von *Sanicula europaea* homologen Höcker sichtbar. II Ebensolche Blütenknospe im tangentialen Längsschnitt. Die äußeren Teile des dem Beschauer zugekehrten Staubblattes und der angrenzenden Petala sind abgeschnitten.

lich nicht mit einem „Kampf der Teile“ zu tun, die sich gegenseitig den Raum streitig machen, sondern mit korrelativem Wachstum. Die Architektonik der Blüte gestaltet sich von innen heraus und ist nicht das Ergebnis eines gegenseitigen äußerlichen Zurechtrückens im Verlaufe des Wachstums.

Bei der Gattung

***Sanicula* L.**

liegen die Dinge im allgemeinen etwas einfacher. Die Berindung des unterständigen Fruchtknotens ist dicht mit Trichomen besetzt (Fig. 8), die an der Spitze nach oben eingebogen sind; an der Basis des Fruchtknotens sind sie kurz, sie nehmen aber nach oben an Länge zu und erreichen in der Nachbarschaft des Kelches ihre stärkste Entwicklung. Eine Förderung der Außenseite der Blüte, wie sie bei anderen Arten in der Dorsiventralität der Blumenkrone zum Ausdruck kommt, zeigt sich hier lediglich in der größeren Länge und stärkeren Ausbildung dieser Trichome an der Außenseite der Blüte. Eine biologische Bedeutung gewinnen sie bei der Verbreitung der Frucht, wo sie als Kletthaare wirken.

Die Kelchblätter wie die Blumenblätter sind beinahe senkrecht gestellt. Im mittleren Teile, in der Umgebung des Mittelnerven, sind die letzteren stark verdickt; ihre Ränder sind als mäßig große Flügel entwickelt. Besonders auffallen muß die scharfe Krümmung der Blumenblätter etwa in ihrer Mitte. Die Krümmung ist nicht auf die ganze Länge derselben verteilt, wie bei *Heracleum Mantegazzianum*, sondern auf eine kleine Strecke konzentriert. Die untere und obere Hälfte des Petalums bilden daher miteinander einen sehr spitzen Winkel, während wir sonst eine schöne gleichmäßige Krümmung des Blumenblattes beobachten.

Das Gleiche gilt für die Krümmung des Filamentes (Fig. 8). Auch diese konzentriert sich auf einen sehr kurzen Filamentabschnitt. Auf diese Weise kommt eine schwanenhalsartige Figur zustande, wie wir sie noch ausgeprägter bei *Eryngium* bemerken werden. Auch hier sind die Antheren in der Knospenlage von den Blumenblättern fast vollständig umschlossen und können sich erst befreien, wenn diese bei Beginn der Anthese ein wenig auseinanderweichen (Fig. 7). Doch handelt es sich hierbei auf alle Fälle nur um einen sehr kleinen Betrag; eine eigentliche Entfaltung der Blumenkrone erfolgt nicht. Ist diese schon bei *Heracleum Mantegazzianum* unvollständig, so ist sie hier fast vollkommen gehemmt, d. h. eigentlich: das epinastische Wachstum der Petala ist gehemmt. Es dürfte eine kausale Beziehung zwischen der

starken Förderung des Wachstums der Blattunterseite und der Hemmung der Epinastie vorliegen. Die Filamente strecken sich allmählich und ragen, wenn sie voll entfaltet sind, weit aus der kleinen Blüte hervor (Fig. 7). Die Antheren sind extrors.

Eryngium Bourgati Gouan.

Die Blüte von *Eryngium* ist in mancher Hinsicht noch eigenartiger als die von *Sanicula*. Zunächst fällt auf (Fig. 9), daß das Größenverhältnis zwischen der eigentlichen Blüte und ihrem Fruchtknoten durchaus zugunsten des letzteren verschoben ist. Perianth und Androeceum sind ganz auf seine obere Begrenzungsfläche gedrängt. Von Trichomen, wie sie bei *Sanicula* so auffällig und bei *Astrantia* und anderen *Eryngium*-arten (z. B. *E. campestre* L.) noch als zahlreiche Höcker hervortreten, bemerken wir hier nichts. Eine Andeutung davon ist in der unscheinbaren Skulpturierung zu erkennen, welche man an der Außenseite des Fruchtknotens, unter dem Kelche feststellen kann. Auf den anderen Seiten fehlt sie, worin sich wiederum die Förderung der Außenseite der Blüte ausspricht (Fig. 9 I).

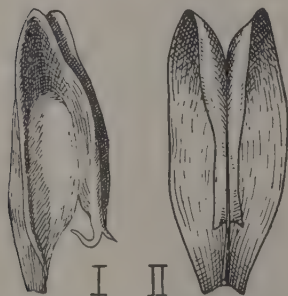


Fig. 10. *Eryngium Bourgati* Gouan. I Isoliertes Petalum von der Seite, II von der Oberseite her betrachtet. Man beachte in I die hakenförmig eingekrümmte Blattspitze, den kleinen abstehenden Flügel und die die obere und untere Blatthälfte verbindende Scheidewand.

Von den Kelch- und Blumenblättern wurde schon gesagt, daß ihre Längsachsen der Blütenachse parallel laufen, daß sie also ganz auf der Scheitelfläche des Fruchtknotens inseriert sind. Von den Kelchblättern verdient Erwähnung, daß sie verhältnismäßig breit sind. Sie bedecken die seitlichen Lücken zwischen den Blumenblättern, wodurch ein außerordentlich vollständiger Abschluß der Blütenknospe erreicht wird. Außerdem sind sie sehr lang und überragen die Petala um ein kleines Stück (Fig. 9 und 11).

Besonders merkwürdig sind aber die Blumenblätter gebaut (Fig. 10). Die starke Krümmung in ihrer Mitte haben sie mit den Blumenblättern von *Sanicula* gemein, ebenso die Flügelbildung. Die Blattspitze zeigt sich als kleines hakenförmiges Gebilde zwischen den beiden Flügelenden. Zwischen den beiden Blatthälften, in der Mediane des Blattes, ist aber hier ein zartes Diaphragma ausgespannt, das die Seitenansicht eines isolierten Petalums in Fig. 10 II deutlich zeigt und

das auch auf dem in Fig. 11 abgebildeten Querschnitt durch eine Blütenknospe sichtbar ist. Durch diese Scheidewände wird das Innere der Blütenknospe gleichsam in fünf Fächer eingeteilt, in deren jedem eine Anthere liegt und den ihr zustehenden Raum ziemlich vollständig ausfüllt. Jede Anthere liegt so gleichsam in einer Kapsel, deren Raum auch noch das Filament in Anspruch nimmt.

Die Staubblätter stehen wie die Kelch- und Blumenblätter fast senkrecht. Die Filamente sind, wie schon bemerkt, sehr energisch schwanenhalsartig gekrümmt. Auf dem Querschnitt der Blütenknospe (Fig. 11)



Fig. 11. *Eryngium Bourgati* Gouan. Querschnitt einer Blütenknospe kurze Zeit vor dem Aufblühen. Im Zentrum liegen die beiden Griffelquerschnitte, welche von den Querschnitten der oberen Blumenblatthälften umgeben sind. Diese stehen durch die zarten Scheidewände mit den Querschnitten der unteren Hälfte der Petala in Verbindung. Ebenfalls zweimal getroffen sind die Filamente.

wird das Filament naturgemäß zweimal getroffen, einmal in seiner unteren Hälfte und dann in seinem oberen sehr feinen Abschnitt, der in das Konnektiv übergeht. Letzterer ist in die Dorsalrinne der Anthere eingebettet, während die untere Filamenthälfte den noch freien Raum vor der Anthere einnimmt.

Auf der Grundlage dieser Beschreibung der Blütenverhältnisse und Entfaltungsbewegungen der Staubblätter können wir der eingangs gestellten Frage näher treten und auf diese Weise zu deren wissen-

schaftlichem Verständnis gelangen. Sind die Staubblattkrümmungen aktiver oder passiver Natur, d. h. sind es Wachstumsbewegungen oder sind sie durch Zwangslage bedingt?

Man denkt hier zunächst an die Antheren, welche in der Knospenlage vor allem von den stark gekrümmten Blumenblättern umschlossen und festgehalten werden, wenn sie auch nicht wie bei *Eryngium* geradezu in einem Etui liegen. Vom ganzen Staubblatt erreichen die Antheren zuerst ihre volle Entwicklung und Größe.

Das Filament entwickelt sich erst relativ spät. Wir wollen die Verhältnisse bei *Heracleum Mantegazzianum* betrachten. In einer Blütenknospe von ca. 1 mm Querdurchmesser hat auch die Anthere noch nicht ihre volle Größe erreicht. Das Filament ist noch ganz kurz und in der aus Fig. 12 zu ersiehenden Weise an der Anthere inseriert. Es zeigt noch keinerlei Krümmung, das dünne Konnektiv liegt durchaus in der geradlinigen Fortsetzung des Filaments.



Fig. 12. *Heracleum Mantegazzianum*. Staubblatt aus einer sehr jungen, ca. 1 mm Querdurchmesser besitzenden Blütenknospe. Das Filament ist noch nicht gekrümmt.

Auf einem späteren Stadium haben sich gerade diese Verhältnisse geändert, was wir bisher noch nicht beachtet haben. Wie Fig. 1 zeigt, weist jetzt das Filament und besonders das Konnektiv eine starke Krümmung auf; letzteres stellt nicht mehr die gerade Fortsetzung des Filamentes dar und ist gegenüber Fig. 12 um 180° gedreht. Dadurch aber ist die Anthere extrors geworden. Diese Lage behält sie von nun ab bei, auch bei der späteren Streckung der Filamente, und in dieser Lage öffnet sie sich auch. Damit wäre das Zustandekommen der Extrorsität der Antheren klargestellt; sie ist als Folge der Krümmung der Filamente erkannt.

Wenn man die Knospenlage der Staubblätter betrachtet, so ist der nächstliegende Gedanke, daß die Krümmung der Filamente durch die Zwangslage der Antheren bedingt ist. Wäre die Anthere frei, so würde sie von dem sich streckenden Filament einfach emporgehoben; so aber ist dessen Spitze festgelegt und bei eintretendem Streckungswachstum eine Krümmung unvermeidlich. Sie wäre so letzten Endes eine Begleiterscheinung der Raumverhältnisse in der Blüte und passiver Natur.

So einnehmend diese Überlegung an sich ist, so hält sie näherer Prüfung nicht stand. Es müßte, wenn dem so wäre, den gekrümmten Filamenten eine nicht unbeträchtliche Spannkraft innewohnen, die sich

nur in der Knospe nicht auslösen kann. Sie müßte sich aber auslösen, sowie man die Petala entfernt und die Antheren aus ihrer Zwangslage befreit. Man denke nur an die „Explosionseinrichtungen“ bei *Sarothamnus* und bei *Kalmia*. Versucht man das hier jedoch, so bewegen sich die Antheren kaum vom Orte, höchstens daß sie sich ein klein wenig heben. Die Natur macht dieses Experiment selbst bei der Entfaltung der Blüte, bei der sich ja der Verband der Petala lockert. Aber auch da bemerkt man nichts von einer explosionsartigen Bewegung. Vielmehr krümmen sich die Filamente ganz allmählich empor, die Krümmung gleicht sich langsam aus bis zur vollendeten Streckung. Man vergleiche dazu das rechte Staubblatt der in Fig. 3 abgebildeten Blüte.

Diese Erscheinung spricht jedenfalls a priori gegen die oben ausgesprochene Deutung. Entschieden könnte die Frage aber nur werden durch Operation junger Blüten, in denen das Filament sich noch nicht gekrümmt hat. Es wurde, sowohl an *Heracleum Mantegazzianum* wie an *Sanicula* wiederholt versucht, an solchen Knospen die Petala zu entfernen und die Antheren aus ihrer Zwangslage zu befreien. Leider gelang der Versuch nicht; die Knospen gingen entweder zugrunde oder sie blieben wenigstens in ihrer Entwicklung stehen, trotzdem sie sich im dunstgesättigten Raum befanden. Sie sind eben auf diesem Stadium noch zu jung, um einen solchen Eingriff auszuhalten, auch wenn er sehr behutsam ausgeführt wird.

Auf etwas älteren Stadien, wenn die Filamente schon gekrümmt sind, etwa auf dem in Fig. 1 festgehaltenen, gelingt indes der operative Eingriff. Man müßte annehmen, daß sich die Krümmung nun sehr schnell ausgleiche, wenn sie passiver Natur wäre. Doch davon ist keine Spur zu bemerken, der Entfaltungsprozeß des Staubblattes spielt sich in genau derselben Weise ab, wie wenn die Petala an der Blüte belassen worden wären.

Dieses letztere Experiment führt überdies die Natur selbst aus an einer anderen Art, an *Molopospermum cicutarium* DC. Die Dolden und Döldchen dieser Umbellifere sind sehr reichstrahlig; erstere besitzen durchschnittlich 18 Strahlen, letztere 20 bis 22 Blüten. Diese sind sehr kurz gestielt, der Stiel ist an fertigen Blüten ca. 1,5 mm lang. Daher sitzen die Blüten dichtgedrängt in der Dolde und machen sich sichtlich gegenseitig den Raum streitig. Die Blüte besitzt ein ausnehmend großes Stilopodium mit zwei kurzen Griffeln. Staubblätter und Blumenblätter sind ganz ähnlich gekrümmt wie bei *Heracleum Mantegazzianum*, die Blumenblätter sind klein und unscheinbar grünlich,

wie man an jüngeren Knospen sieht (Fig. 13 I). Im mittleren Stadium der Präfloration färben sie sich in Gelb um und fallen gleichzeitig ab. So liegen also die inneren Blütenteile noch im Knospenstadium der Blüte nackt da und es hat das Ansehen, als ob kronenlose Blüten vorlägen

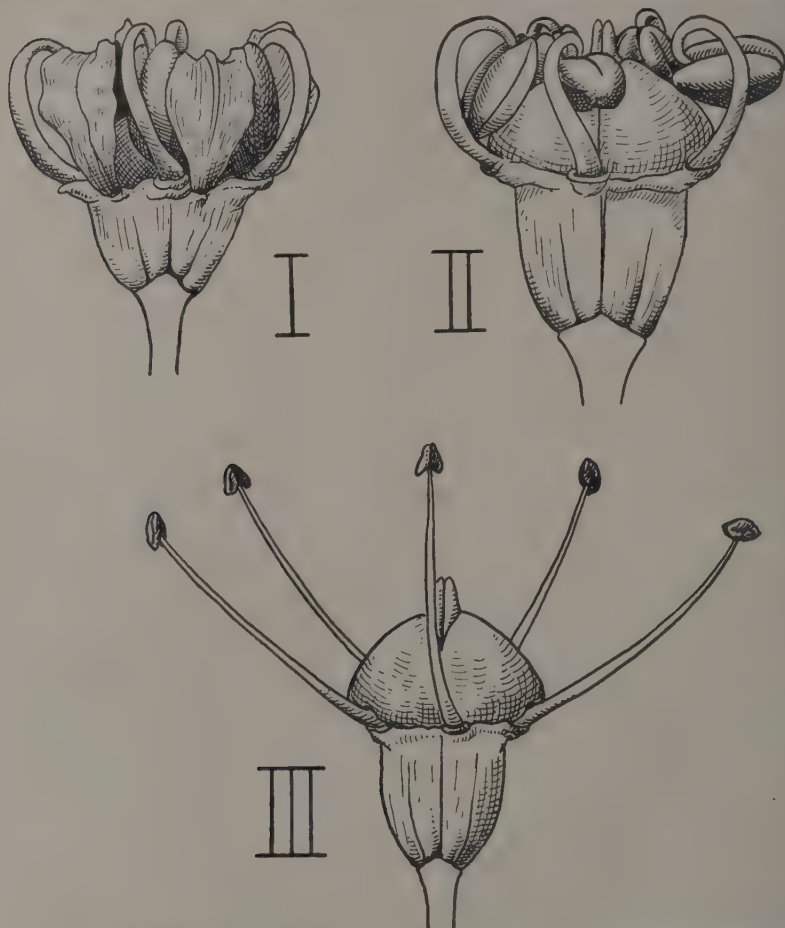


Fig. 13. *Molopospermum cicutarium* DC. I, II Zwei Stadien der Präfloration; bei I sind die Blumenblätter noch vorhanden, bei II sind sie bereits abgefallen. III vollständig entfaltete Blüte.

(Fig. 13 II). Dieser Vorgang ist vielleicht insofern von Bedeutung, als bei Entfaltung der Blüten wegen der gedrängten Stellung derselben Gefahr bestünde, daß sich die Blüten gegenseitig verdecken. Trotzdem nun die Blumenblätter entfernt sind und eine allenfalls vorhandene

Spannung sich auslösen könnte, bleiben die Staubblätter in ihrer Stellung; ihre Krümmung wird erst ganz allmählich, während der Streckung der Staubblätter rückgängig gemacht (Fig. 13 III). Ja, die Krümmung ist so wenig passiv, daß sie sich vielmehr noch verstärkt und die Antheren nach außen gebogen werden, wie Fig. 13 II deutlich zeigt. Das Vorhandensein der Blumenblätter wirkt also eher der vollen Auswirkung der Krümmung entgegen als es dieselbe veranlaßt.

Wir werden durch diese Argumente sehr entschieden darauf hingewiesen, daß es sich bei den beschriebenen Staubblattkrümmungen um aktive Bewegungen des Filamentes handelt, also um Wachstumsbewegungen. Das Wachstum in dem sich streckenden Filament ist kein gleichmäßiges, sondern es ist zeitlich und örtlich verschieden verteilt.

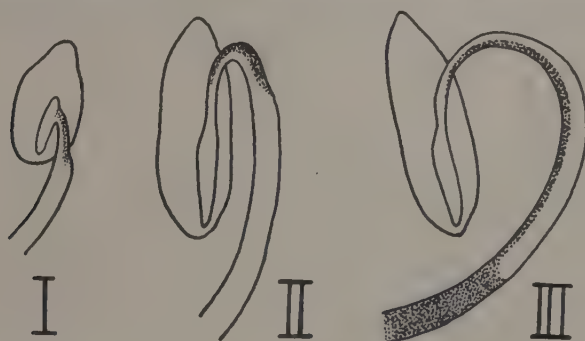


Fig. 14. *Heracleum Mantegazzianum*. Schemata, welche die Zonen jeweils stärksten Wachstums am Filament zeigen sollen. Diese Zonen sind durch Punktierung hervorgehoben. I Filament noch nicht gekrümmt; II Filament während der Krümmung; III Filament während der Streckung und der Ausgleichung der Krümmung.

Das beigegebene Schema Fig. 14 soll das veranschaulichen. Zunächst ist es wohl am lebhaftesten im Konnektiv und dem apikalen Teil des Filamentes und zwar auf dessen Unterseite (abaxialer Seite); so kommt dort die starke Krümmung zustande. In der Folge greift dieses hypnastische Wachstum auch auf die mittlere Region des Filamentes über, während dessen Basis stets gleichmäßig („orthonastisch“) wächst und sich deshalb auch nicht an der Krümmung beteiligt. Dadurch wird der Krümmungsscheitel allmählich gehoben. Nun aber setzt die entgegengesetzte Bewegung ein. Das Wachstum der Oberseite (adaxialen Seite) des Filamentes gewinnt die Oberhand, was endlich zur vollständigen Streckung desselben führt, wobei die Anthere aus den Spalten zwischen den sich lockernden Blumenblättern herausgezogen wird. Diese Auffassung erhält noch eine weitere Stütze von der Betrachtung der

Petala her. Wir halten deren Krümmung zusammen mit der Krümmung der Staubblätter. Sie kommt natürlich auch durch ein Überwiegen des Längenwachstums auf der Unterseite zustande. Nur wird hier die Krümmung nicht mehr ganz, bei *Sanicula* und *Eryngium* überhaupt nicht rückgängig gemacht. Auf diese Einkrümmung folgt ebenso wie bei den Filamenten ein antagonistisches Wachstum auf der Oberseite, das sich hier wesentlich auf die basale Region beschränkt und die Auswärtsbewegung der Petala und damit das Öffnen der Blüte hervorruft. Bei *Sanicula* ist es fast, bei *Eryngium* ganz unterdrückt: die Petala verharren in ihrer Lage, die Blüte öffnet sich nicht. Vielleicht kann man in diesem Zusammenhang noch die Einkrümmung der Trichome am Fruchtknoten von *Sanicula* anführen, wie sie aus Fig. 8 hervorgeht.

Wir haben also die Entfaltungskrümmungen der Staubblätter als aktive erkannt. Es sind Wachstumsbewegungen, die antagonistisch ablaufen. Das hyponastische Filamentwachstum ist nichts anderes als die Fortsetzung des hyponastischen Wachstums der Petala. Es sind ebenso Blümenblätter wie Staubblätter zunächst im Wachstum der Unterseite gefördert, wobei dieses auf einer kurzen Strecke lokalisiert sein kann wie bei den *Saniculoideen* oder mehr diffus verteilt ist wie bei *Heracleum Mantegazzianum*. Während nun bei den Staubblättern ein epinastisches Wachstum die Wirkungen des hyponastischen wieder vollständig ausgleicht, ist dies bei den Blütenblättern nur teilweise oder gar nicht der Fall. Ähnliche Nutationen wie hier bei den Umbelliferen treffen wir auch anderwärts, es sei nur an *Ruta graveolens* erinnert, bei der sie die Aufmerksamkeit so stark auf sich gezogen haben, wohl wegen der Größe der Blüten und der leichten Beobachtungsmöglichkeit derselben. Könnte man bei oberflächlicher Betrachtung vermuten, die Staubblattkrümmung sei eine Folge der Einklemmung der Antheren, so zeigt die eingehendere Analyse das Gegenteil. Nicht die Einklemmung der Antheren ist die Ursache der Krümmung, sondern umgekehrt: die Extrorsität der Antheren ist die kombinierte Wirkung ihrer Einklemmung und aktiver Staubblattkrümmung.

Literaturverzeichnis.

1. Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. I. ed. Jena 1920.
2. Günthart, A., Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie. Jena 1910.
3. Troll, W., Über Staubblatt- und Griffelbewegungen und ihre teleologische Deutung. Flora Bd. 115, 1922.

Über die Funktion der Narbe bei der Keimung des Pollens.

Von Erna Katz.

	Seite
I. Einleitung	243
II. Untersuchungen der physikalischen Faktoren: Temperatur, Licht, Feuchtigkeit auf die Funktion der Narbe	245
III. Untersuchungen über die chemischen Eigenschaften der Narbe	262
IV. Pollenbiologische Untersuchungen verschiedener Familien	272
V. Zusammenfassung	278

I. Einleitung.

„Bei stillem, heiterem und warmem Wetter gebe man einen Tag hindurch auf alles, was bei erstgedachten Pflanzen geschieht, genau Achtung“ schreibt J. G. Koelreuter 1761, als er in geistvoller und origineller Weise Betrachtungen über die Befruchtung der Blumen durch die Insekten anstellt.

Sind durch zahlreiche Arbeiten die Keimungsbedingungen des Pollens durch Keimungsversuche außerhalb der Narbe untersucht worden, so sind die Bedingungen der Pollenkeimung, die durch die Narbe gegeben sind, wenig bekannt. Die aus den Kulturversuchen gewonnenen Ergebnisse übertrug man auf die Narbe ohne genauere Untersuchungen darüber anzustellen, welche Keimungsmöglichkeiten hier dem Pollen zur Verfügung stehen.

Fritzsche und Mohl liefern uns in ihren Werken über den Pollen ausführliche Beschreibungen vom Bau und von der Form der Pollenkörner und fügen einige physiologische Beobachtungen an.

Die Keimungsbedingungen außerhalb der Narbe wurden namentlich von Jost, Lidforss, Molisch, Porthelm und Löwi, Bobilioff-Preißer, Tischler, Tokugawa, Walderdorff u. a. untersucht. Durch Rittinghaus kennen wir die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen äußere Einflüsse, namentlich gegen Temperatur, sowie gegen chemische Reagentien und mechanische Einflüsse. Günstige Temperaturverhältnisse sind zur Keimung des Pollens unbedingt notwendig. Aus den Untersuchungen

von Pfundt ergibt sich, daß die Lebensdauer des Pollens mit der Feuchtigkeit in engem Zusammenhang steht.

Über die Reizerscheinungen der Pollenschläuche, die für das Wachstum des Pollenschlauches von der Narbe durch den Griffel zu den Samenanlagen von Bedeutung sind, liegen Untersuchungen vor von Strasburger, Miyoshi, Molisch und Lidforss.

Für die Keimung des Pollens sind in erster Linie wesentlich optimaler Feuchtigkeitsgehalt und optimale Temperatur.

Da der Pollen durch Insekten und Wind auf die Narbe übertragen wird und dort zur Entwicklung gelangt, müssen wir annehmen, daß er gerade hier alle günstigen Entwicklungsmöglichkeiten findet.

In welcher Weise die Narbe diese Bedingungen dem Pollen erfüllt, ist der Gegenstand folgender Untersuchungen. Wir werden dabei sehen, daß sie vollkommen abhängig ist von Witterungseinflüssen. Jeder Gärtner bestäubt seine Blüten bei sonnigem, warmen Wetter: d. h. es herrscht eben dann günstige Temperatur, günstige Feuchtigkeit und günstiges Licht, die für die Entwicklung des Pollens unentbehrlich sind.

Angaben über die Biologie der Narbe finden wir bei Strasburger, Fitting, Gellert, Guéguen. Über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe liegen Untersuchungen von Behrens vor, die keine besonderen Angaben über die Narbensekretion enthalten.

Außer Koelreuter, der wie oben zitiert, schon die günstigen Bestäubungsverhältnisse für den Pollen erkannt hatte, liegen übereinstimmende blütenbiologische Angaben vor von Sprengel, Medicus, Meyen und C. F. Gärtner.

Dieser Arbeit liegen meist die Beobachtungen Gärtners zugrunde, die er in seinem Buch über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse darlegt. Es enthält die vollständigste Biologie und Physiologie der Blüten in einer Reichhaltigkeit, die sich in Kürze kaum zusammenfassen läßt. Alle Lebenserscheinungen der Blüte hat Gärtner mit klarer Beobachtungsgabe verfolgt von dem Augenblick an, wo die Knospe sich zu entfalten beginnt und schildert sie in Beziehung zur Befruchtung. Daneben stellt er besondere physiologische Vorgänge dar am Fruchtknoten, an den Griffeln und an der Narbe.

Seit diesen Beobachtungen sind Versuche über die Keimungsbedingungen, die dem Pollen durch die Narbe gegeben werden, nicht mehr angestellt worden und vorliegende Arbeit will die Einflüsse äußerer Faktoren auf die Narbe untersuchen, unter welchen Bedingungen diese dem Pollen optimale Keimungsbedingungen liefert. Als allgemeine Faktoren, die innerhalb bestimmter Grenzen für die Pollenkeimung vorhanden

sein müssen, sind Temperatur, Feuchtigkeit und Licht anzusehen. In engste Beziehung damit ist die chemische Beschaffenheit der Narbensekrete zu bringen.

II. Untersuchungen der physikalischen Faktoren: Temperatur, Licht, Feuchtigkeit auf die Funktion der Narbe.

Die vorliegende Arbeit gründete sich ursprünglich auf einige Angaben der Gärtner, bei denen als alte Regel gilt, Bestäubungen bei trockenem warmen Wetter vorzunehmen, weil sie dann besser gelingen als bei feuchtem, kühlen Wetter und die damit Koelreuters Rezept anwenden. Die Richtigkeit dieser Angaben sollte geprüft und in Betracht gezogen werden, ob sie etwa darauf beruhten, daß bei feuchtem Wetter die Antheren sich schlechter öffneten, als bei trockenem.

Dementsprechend ergaben sich Versuche über die Wirkung des Feuchthaltens, bzw. Abtrocknens und Abwaschens der Narbe, Bestäubung bei verdunkelten und beleuchteten Blüten.

Bestäubungsversuche nach Abschneiden der Narbe bewiesen die Unentbehrlichkeit dieses Organs und aller seiner Funktionen für die Keimung des Pollens.

Endlich waren die Angaben bei Koelreuter²⁵⁾ bezüglich der Bedeckung der Narbe mit Mandelöl und seine auf den ersten Blick erstaunlichen Resultate zu prüfen und die Versuche zu wiederholen.

Daneben ergaben sich eingehendere Untersuchungen der Narbensekrete, Einzelheiten in bezug auf die Biologie der Narbe wie Bestäubungsversuche an reizbaren Narben.

Meyen³⁵⁾ macht folgende blütenbiologische Angaben: „Auch Endlicher vergleicht die Anthere der höheren Pflanzen mit dem Ovario der Tiere und sieht das männliche befruchtende Organ in den Drüsen der Narbe, welche nicht bloß als leitendes Organ zu betrachten seien, sondern deren eigentümliches Sekretum das Pollenkorn zu jener Tätigkeit erregt, welche es befähigt in das Gewebe des Pistilles einzudringen und in die Keimhülle zu gelangen. Es liegt aber wohl sehr nahe, daß die Ansicht, als sei die stigmatische Feuchtigkeit die befruchtende männliche Substanz, eine ganz rein willkürliche ist, und da Endlicher selbst zugesteht, daß die Antheren bei den Kryptogamen die wirklichen männlichen Organe sind, so glaube ich, daß es schon aus der Ähnlichkeit, welche der Bau der weiblichen Organe bei den Moosen, den Lebermoosen und den Charen mit dem Pistille bei den Phanerogamen zeigt, hervorgehen möchte, daß man hier der Narbenfeuchtigkeit zu hohe Bedeutung gegeben hat“.

Wir wissen heute, daß die Ausscheidung des Narbensekretes in größeren oder kleineren Mengen bei der Bestäubung eine ganz wesentliche Rolle spielt. Die Gärtner führen ihre künstlichen Bestäubungen dann aus, wenn die Narben am stärksten in der Sonne „glänzen“, d. h. eben, wenn am meisten Sekret ausgeschieden wurde. Nur bei Sonnenschein und Wärme ist die Narbe so reich bedeckt mit feinen, schleimigen Sekrettropfen, die, wenn sie zusammenfließen, die ganze Narbe vollständig überziehen. Dann sind auch die Antheren vollständig geöffnet, der Pollen stäubt von selbst heraus, wenn er mit einem feinen Pinsel von der einen Blüte auf die andere übertragen wird.

Gärtner¹²⁾ schreibt darüber: „Die allgemeinste Erscheinung der Narben ist die Absonderung von Feuchtigkeit, von Einigen der Narbentropfen genannt, auf ihrer Oberfläche.“ „Die Sekretion dieser Feuchtigkeit wird, wie alle Entwicklungen und Absonderungen der Pflanzen, vorzüglich durch die Sonnenwärme erweckt und befördert.“

Medicus³³⁾ macht folgende Beobachtungen über die Reife der Antheren und des Pollens. Dabei ist der Pollen „das Werkzeug, worin die männliche Feuchtigkeit, der Griffel aber jenes, worin die weibliche Feuchtigkeit zubereitet wird.“ „Außer denjenigen, was das Pflanzenleben selbst zu ihrer Zeitigung beiträgt, hängt doch die Reife dieser männlichen Feuchtigkeit vorzüglich von der Sonnenwärme ab; daher bei anhaltendem Sonnenschein alles viel schneller voranrückt, bei bedecktem Himmel hingegen die Zeitigung selbst oft sehr viele Tage erheischt.“

Als erste Aufgabe galt es, Blüten zu finden, die ein für diese Bestäubungsversuche günstiges Versuchsobjekt lieferten. Es kamen also Blüten in Betracht mit möglichst großen Narben, die reichlich Narbensekret ausschieden. Am geeignetsten dafür waren viele Solanaceen, die zu folgenden Versuchen namentlich benutzt wurden. Im Frühling stellten *Cestrum elegans* und *Cestrum Parquii*, sowie *Datura arborea* und *D. sanguinea* mit ihren großen Narben und schleimigen Sekret, das in großer Menge ausgeschieden wurde, günstige Versuchsobjekte dar. Im Sommer wurden die Versuche mit *Petunia*, *Nierembergia* und mehreren *Nicotiana*-Arten vorgenommen.

Zu ähnlichen Versuchen wurden später *Fuchsia* und *Ericaceen*, namentlich *Rhododendron*, großblütige *Liliaceen* wie *Lilium lancifolium* und *Clivia* benutzt, die ebenfalls wegen ihrer großen Narben und des reichlich ausgeschiedenen Narbensekretes sich als geeignet erwiesen.

Auf den Narben von *Cestrum elegans* ist schon mit freiem Auge deutlich ein klarer, klebriger Tropfen des Narbensekretes zu erkennen. Mit einem spitzzugeschnittenen, feinen Streifen Filtrierpapier wurde vor-

sichtig das Narbensekret abgesaugt und darauf geachtet, die Narbenpapillen nicht zu verletzen. Diese Versuche wurden mit wenigen Ausnahmen an abgeschnittenen Blüten vorgenommen.

Auf den oben angeführten Beobachtungen von Gärtner und Medicus aufbauend, ergaben sich zunächst Versuche über die Einwirkung der Temperatur auf die Sekretion der Narbenfeuchtigkeit.

Abgeschnittene Blüten von *Cesrum elegans*, an denen das Narbensekret in der oben angegebenen Weise entfernt worden war, wurden in einen Gasthermostaten gestellt, in dem die Temperatur konstant auf 30° C gehalten wurde. Diese Versuche ergaben lauter negative Resultate. Die Blüten fielen sehr bald mit Fruchtknoten und Griffel ab in noch frischem Zustand. Das Narbensekret wurde bei den meisten Blüten nicht wieder erneuert; bei einigen wenigen wurden die Narben wieder etwas feucht und glänzend, aber nie wurde die ursprüngliche Menge des Sekretes wieder ausgeschieden.

Dies frühzeitige Abfallen der Blüten und die deutliche Schädigung der Blumenblätter, die häufig eintrat, — sie erhielten vielfach braune Flecken —, hatte seinen Grund wohl darin, daß die Luft im Thermostaten vielleicht durch Leuchtgasspuren verunreinigt war; auch die starke Erwärmung kann von Einfluß gewesen sein. Vermutlich lag die Ursache aber an der stark verunreinigten Laboratoriumsluft, denn auch bei den Kontrollversuchen, die neben dem Thermostaten aufgestellt waren, fielen die Blüten frühzeitig ab; nur einzelne Narben schieden von neuem ganz wenig Sekret aus. Fitting macht in seiner Arbeit über die vorzeitige Entblätterung von Blüten oben angegebene Gründe dafür geltend.

Weitere Versuche an abgeschnittenen Blüten wurden im elektrischen Thermostaten vorgenommen, der in bezug auf Konstanz der Temperatur, Reinheit der Luft und Belichtung gegenüber dem Gasthermostaten wesentliche Vorteile bot.

Wieder wurde wie vorher das Narbensekret von den Narben entfernt, darauf die Blüten in den Thermostaten gestellt. Die Temperatur wurde wieder auf 30° C konstant gehalten. Die Blüten dieses Mal noch durch eine übergestülpte Glasglocke gegen die umgebende trockene Luft geschützt.

Nach 5 Tagen erst war an den Blüten eine deutliche Erneuerung des Sekretes wahrzunehmen, ebenso bei den Blüten, die zur Kontrolle neben dem Thermostaten aufgestellt waren. Nach 6 Tagen fielen die Blüten im Thermostaten ab, während die außerhalb des Thermostaten bei 14° C Zimmertemperatur ihre Blüten erst nach 13 Tagen abwarfen

Unterschied in bezug auf die raschere Erneuerung des Sekretes bei stärkerer Erwärmung konnte bis jetzt nicht festgestellt werden. Sowohl bei 30° C im Thermostaten, als bei 14° C im Zimmer war nach 5 Tagen von Neuem Sekret ausgeschieden worden.

Anders verhielt es sich bei Blüten am Stock, die im Gewächshaus stehen blieben. Hier wurde das Sekret schon nach einem Tag erneuert, bei einer Temperatur von 18° C.

An Petunienblüten wurde der Einfluß der Belichtung auf die Ausscheidung des Sekretes beobachtet. Verdunkelung wirkte hier nie nachteilig. Abgeschnittene Blütenknospen, die sich im Dunkeln entfaltet hatten, bildeten genau ebensoviel Sekret, wie solche, die am Licht aufgeblüht waren. Bestäubungen gelangen daher im Dunkeln so gut wie am Licht.

Erfolgreicher waren die Versuche an Rhododendron, wobei neben der Temperatur auch der Einfluß der Belichtung auf die Ausscheidung des Narbensekretes in Betracht gezogen wurde.

Es wurden Knospen abgeschnitten und bei 15—16° C im Dunkeln aufgestellt; sie blühten im Dunkeln auf, nach 2 Tagen waren die Narben noch vollständig trocken. Sämtliche Knospen, die im Dunkeln aufblühten und ihre Narben entwickelten, bildeten kein Narbensekret.

Abgeschnittene Knospen, die bei gleicher Temperatur sich am Licht entfalteten, bildeten genau so reichlich Narbensekret, wie die Knospen, die sich am Stock entwickelten.

Wurden Blüten, die im Dunkeln aufgeblüht waren, und kein Sekret gebildet hatten, ans Licht gebracht bei etwa 25° C, so setzte sofort die Ausscheidung des Sekretes ein, schon nach 1 Stunde wurden die Narben deutlich glänzend und hatten etwa nach 4 Tagen dieselbe Menge des dicken, schleimigen Sekretes ausgeschieden wie Blüten, die sich unter normalen Verhältnissen am Stock entwickelt hatten.

Wir beobachten also reichliche Ausscheidung des Narbensekretes bei Belichtung.

Bringen wir jetzt die Blüten in verschiedene Temperaturen und beobachten die Ausscheidung des Sekretes, so ergibt sich folgendes:

Blütenknospen wurden dunkel aufgestellt bei 15—16° C; nachdem sie sich vollständig im Dunkeln entfaltet hatten, waren nach 8 Tagen auf den Narben einzelne glänzende Sekretröpfchen zu sehen. Bei gleicher Temperatur wurden diese Blüten jetzt ans Licht gebracht. Nach 3 Tagen waren die Narben von dem Sekret vollständig überzogen.

Andererseits wurden Blütenknospen dunkel aufgestellt bei 20 bis 25° C. Nach 8 Tagen waren hier die einzelnen Tropfen des Sekretes, die beim vorhergehenden Versuch deutlich einzeln zu sehen waren, in einen

großen Tropfen zusammengefloßen, der die Narbe fast ganz bedeckte. Auch diese Blüten wurden bei gleicher Temperatur ans Licht gebracht, wo jedoch keine wesentliche Vermehrung des Narbensekretes erfolgte.

Hier machte sich deutlich der Einfluß der höheren Temperatur auf die Ausscheidung des Narbensekretes geltend. Die reichlichste Absonderung beobachteten wir stets bei Belichtung und hoher Temperatur. In der Natur geht ja mit stärkerer Sonnenbestrahlung immer auch die stärkere Erwärmung Hand in Hand. Wir beobachteten dann stets eine reichliche Ausscheidung des Narbensekretes, während sie in der Nacht, wo gleichzeitig die Temperatur eine niedrigere ist, fast vollständig unterbleibt, ebenso wie an kühlen Tagen bei bedecktem Himmel.

Gärtner¹²⁾ schreibt darüber: „Die Absonderung der Narbenfeuchtigkeit hört nicht nur bei Nacht auf, sondern die abgeschiedene Flüssigkeit wird, besonders von der jungen Narbe, wieder eingesogen, bei *Nicotiana*, *Physalis*, *Ribes*, *Lilium* usw.: sie verliert sich gänzlich bald nach einer fruchtbaren natürlichen oder künstlichen Betäubung. Die Narbe erweist sich hiermit zugleich als Resorptionsorgan.“

Da so allgemein auf fast allen Narben — Ausnahmen machen hier die Leguminosen, Campanulaceen, Compositen, Gramineen, — das Vorhandensein einer Narbenfeuchtigkeit festzustellen ist, außerdem der Gärtner seine künstlichen Betäubungen nur ausführt, wenn die Narben „glänzen“, so ist wohl anzunehmen, daß sie einen ganz bestimmten Einfluß ausübt auf die Keimung des Pollens. Bei Gärtner¹²⁾ finden wir folgende Stelle angeführt über die Ansichten Koelreuters in bezug auf die Bedeutung des Narbensekretes.

„Koelreuter war nach den damaligen Ansichten anfänglich geneigt, der Narbenfeuchtigkeit (die er immer „weibliche Feuchtigkeit“ nennt) einen gleichgroßen Einfluß auf die Befruchtung wie dem Pollen einzuräumen: und derselben also eine geschlechtliche Bedeutung zuzuschreiben; er suchte seinen gehegten Zweifel durch unmittelbare Versuche vermittelt der Verwechslung der Narbenfeuchtigkeit von einer Pflanze auf die andere, gleich den Bastardbefruchtungen mit dem Pollen, zu beseitigen; er machte sich aber hierbei selbst den natürlichen Einwurf, daß, so vorsichtig man auch immer zu Werke gehen würde, die eigene Narbenfeuchtigkeit niemals gänzlich zu entfernen wäre, also auch die Erfolge niemals streng beweisend sein könnten. Das wirkliche Resultat schien ihn aber zu überzeugen, „daß diese Feuchtigkeit eher für ein Zuführungsmittel, als für einen wahren weiblichen Samenstoff zu halten sei“.

„Endlicher⁷⁾ hat in den Drüsen der Narbe und in deren eigentümlichen Sekret die Kraft zu finden geglaubt, welche das Pollenkorn zu jener Tätigkeit erregt, die es befähigt, in das Gewebe des Pistills einzudringen, und in die Keimhüllen zu gelangen.“

Gärtner¹²⁾ spricht seine Meinung über die Bedeutung des Narbensekretes klar aus, indem er schreibt: „Die Narbenfeuchtigkeit hat den entschiedensten Einfluß auf den Pollen; indem sie die Entleerung seiner Körner bewirkt.“

An Blüten von *Cestrum* und *Petunia* wurde wieder mit einem feinen Streifen Filtrierpapier das Narbensekret vorsichtig und möglichst vollständig abgesaugt und die Blüten dann bestäubt. Die Körner keimten zwar auch jetzt immer normal auf den Narben, doch nur spärlich im Verhältnis zu den Narben, die mit Sekret vollständig bedeckt waren und wo jedes Korn gekeimt hatte. Restlos läßt sich das Sekret mit größter Sorgfalt nicht von der Narbe absaugen, sie bleibt immer, wenn auch nur eine Spur, feucht und diese kleine Menge des zurückbleibenden Sekretes genügt, um die Körner zum Keimen zu bringen. Dies bewiesen auch Petunienblüten, die bestäubt wurden, nachdem sie erst ganz wenig feucht geworden waren; auch hier keimte der Pollen. Rhododendronblüten, die bestäubt wurden nach Entfernung des Narbensekretes, ergaben dieselben Resultate.

Bei Rhododendron haben wir gesehen, daß Blütenknospen, die sich bei niederer Temperatur im Dunkeln entfalteten, kein Narbensekret bildeten. Diese trockenen Narben wurden bestäubt; die Blüten blieben am Licht stehen. Der Erfolg war immer der gleiche: auf den trockenen Narben war der Pollen nirgends zur Keimung zu bringen, auch nicht, wenn die Blüten unter höherer Temperatur ans Licht gebracht wurden.

Diese Ergebnisse stimmen vollkommen überein mit einigen Beobachtungen, die Medicus³³⁾ beschreibt; „hingegen ist die weibliche Feuchtigkeit wenigern Zufällen unterworfen; sie ist daher auch immer in Betracht der männlichen in sehr kleiner Menge da, und ich habe die Versuche gemacht, eine solche Narbe durch beständiges Wegnehmen der Feuchtigkeiten gänzlich zu erschöpfen; wenigstens habe ich in der Folge keine Narbenfeuchtigkeit mehr gesehen, und es ist auch keine Befruchtung bei diesen Blüten, die ich diesem Versuche unterworfen habe, erfolgt.“

Der Pollen braucht also das Narbensekret, um auf den Narben auskeimen zu können.

Medicus³⁵⁾ schreibt: „Die Narbe ist bei den meisten Pflanzen das Ende des Griffels; jedoch sind ihre Grenzen und ihre Lage durch nichts anderes zu bestimmen, als durch das Amt, das sie zu verwalten haben, nämlich eine Feuchtigkeit auszuschwitzen, die manche für die weibliche Feuchtigkeit, andere nur für zufällige Feuchtigkeiten, andere für Zuführungsfeuchtigkeiten halten“.

Einige Blüten, die noch kein Narbensekret ausgeschieden hatten, wurden bestäubt und in einen dunstgesättigten Raum gebracht. Während an unbestäubten Narben im dunstgesättigten Raum bald eine reichliche Sekretion einsetzte, unterblieb sie an den bestäubten Narben; der Pollen keimte nicht.

Die Vermutung lag nahe, daß etwa durch die Bestäubung Sekret gebildet, die Narbe gewissermaßen durch den Pollen gereizt werde; dies erwies sich jedoch nicht als zutreffend. Narben von Petunienblüten wurden nur zur Hälfte bestäubt, die andere Narbenhälfte blieb unbestäubt. Die beiden Hälften verhielten sich genau umgekehrt der oben ausgesprochenen Vermutung; gerade die unbestäubte Hälfte vermehrte ihr Sekret bis zu einem großen Tropfen, während das Sekret auf der bestäubten Hälfte mehr und mehr zurückging.

Mit den Beobachtungen Gärtners¹²⁾ stimmen diese Ergebnisse überein. „Die Sekretion dieser Narbenfeuchtigkeit wird, wenn sie einmal begonnen hat, unterhalten und vermehrt; bei nichtstattfindender Befruchtung, entweder durch verhinderte Bestäubung der Narbe oder durch unvollkommene Einwirkung des Pollens bei entfernter Verwandtschaft unter den Arten bei der Bastardbefruchtung.“

Wir haben oben gesehen, daß Gärtner die Narbe als Resorptionsorgan bezeichnet, denn „die abgeschiedene Flüssigkeit verliert sich gänzlich bald nach einer fruchtbaren natürlichen oder künstlichen Bestäubung“.

Wir sahen bis jetzt, daß die Sekretion der Narbenfeuchtigkeit, wenn sie auch nur in kleinsten Spuren erfolgt, für die Auskeimung des Pollens unbedingt wesentlich ist; auf trockenen Narben keimte der der Pollen nie.

Molisch⁴⁰⁾ meint, es dürfte wohl nur dann gelingen, den Pollen der Gramineen, Umbelliferen, Malvaceen und Compositen außerhalb der Narbe zur Keimung zu bringen, „wenn man zu den Versuchen zufällig jene Substanzen heranziehen sollte, welche von den Narben ausgeschieden werden und die Keimung anregen, denn, daß in allen diesen Fällen bestimmte, im Narbensekret vorhandene Stoffe, die Keimung ermöglichen, kann wohl keinem Zweifel unterliegen.“

Molisch hält also das Vorhandensein des Narbensekretes für die erfolgreiche Bestäubung unbedingt für wesentlich und unentbehrlich. Um diese Tatsache weiter zu prüfen, wurden Versuche angestellt, ob die Bestäubung etwa auch nach Abschneiden der Narbe vor sich gehe

Bestäubungsversuche nach Abschneiden der Narbe wurden zunächst wieder an *Cestrum elegans* vorgenommen. Dicht unterhalb des Narkopfes wurden die Narben entfernt, der Querschnitt des Griffels bestäubt. Bei keinem von den sehr zahlreichen Versuchen keimten die Pollenkörner. Wurde mit der Narbe etwa auch noch die Hälfte des Griffels entfernt und dann der Griffelquerschnitt bestäubt, so ergaben sich dieselben Resultate.

Solche Abschneideversuche wurden zahlreiche später an anderen Pflanzen immer in derselben Weise durchgeführt; z. B. an *Escallonia*, *Hemerocallis*, *Lilium lancifolium*, *Aloe*, *Ornithogalum*, *Fuchsia*, *Pelargonium*, *Rhododendron*, *Cheiranthus*, *Papaver* durchweg mit demselben Ergebnis: auf dem Griffelquerschnitt keimte der Pollen nirgends.

Eine Ausnahme machte *Tulipa* Gesn. Wurde die Narbe abgeschnitten und der breite Griffelquerschnitt bestäubt, so trieben trotzdem vereinzelte Körner kurze Schläuche, die auch eine Strecke weit in den Griffel eindringen, ihn aber nie in seiner ganzen Länge durchwuchsen. Hier genügte offenbar die geringe Menge Feuchtigkeit, die in dem saftreichen Griffel nur langsam austrocknete, dem sehr wenig empfindlichen Pollen zur Keimung.

Das stimmt teilweise überein mit den Versuchen, die Strasburger⁴⁷⁾ an *Tulipa* Gesn. machte; auch er beobachtete die Keimung des eigenen Pollens auf der Schnittfläche des Griffels, doch konnte er dann auch Befruchtung feststellen, was mir nie gelang.

Auch Pollen von *Fritillaria persica* konnte er auf dem Querschnitt des Griffels von *Tulipa* Gesn. zum Keimen bringen. Ferner beobachtete Strasburger normale Schlauchbildung des eigenen Pollens auf dem Griffelquerschnitt bei *Scilla hispanica* und *Scilla non scripta*, bei *Agapanthus umbellatus*, *Gladiolus Gandavensis*, bei *Hyoscyamus niger*, *Nicotiana Tabacum* und bei *Torenia Fournieri*. Die Keimung der Pollenkörner auf dem Querschnitt des eigenen Griffels gelang nicht bei *Narcissus poeticus* und bei *Achimenes grandiflora*.

Häufig trat bei den Abschneideversuchen eine deutliche Schädigung des Griffels ein, indem er von den Rändern der Schnittfläche her schrumpfte und eintrocknete, oft auch am Rande braune Flecken aufwies. Reaktionen auf Wundkork mit Sudanglyzerin hatten negativen Erfolg.

Aus diesen Ergebnissen mußte der Schluß gezogen werden, daß das Fehlen des Narbensekretes die Ursache war, weshalb der Pollen nicht keimte.

Deshalb wurden die Versuche dahin abgeändert, daß nach Abschneiden der Narbe das Sekret vorsichtig auf den Querschnitt des Griffels gebracht wurde, entweder mit einer feinen Nadel oder indem die abgeschnittene Narbe auf der Schnittfläche abgestreift wurde. Dann wurde der Griffel bestäubt, die Blüten in bezug auf Temperatur, Licht und Feuchtigkeit genau unter denselben Bedingungen gehalten wie bei den vorhergehenden Versuchen. Am geeignetsten erwiesen sich auch zu diesen Versuchen wieder die Solanaceen wegen des großen Sekrettropfens, der sich leicht von der Narbe abstreifen ließ. Auch *Escallonia macrantha* und *Rhododendron* waren geeignet dazu. Bei allen diesen Versuchen keimte der Pollen auf dem Griffel genau so zahlreich wie auf der Narbe; die Schläuche erreichten ihre normale Länge. Auf Längsschnitten durch den Griffel ließ sich deutlich das normale Eindringen der Pollenschläuche in das Griffelgewebe verfolgen.

Damit war bewiesen, daß der Pollen zu seiner Keimung das Narbensekret tatsächlich braucht. Er keimt auf der Schnittfläche des Griffels nur dann, wenn eine Spur der Narbenfeuchtigkeit darauf abgestreift und haften geblieben ist. Ausnahmen machen hier *Tulipa* Gesn. und die von Strasburger angeführten Beobachtungen.

Ist für die Keimung des Pollens das Narbensekret unentbehrlich, so müssen wir uns fragen, durch welche Eigenschaften es die Pollenkeimung befördert; diese könnten physikalischer oder chemischer Natur sein.

Seit Mitte des vorigen Jahrhunderts ist es allgemein bekannt, daß Pollenkörner in zuckerhaltigen Säften leicht keimen. Mit Rohrzuckerlösungen sind zahllose Pollenkeimungen erzielt worden und Rittinghaus und Molisch haben in vielen Fällen die optimalen Konzentrationen bestimmt.

Deshalb wurde bei den folgenden Versuchen das Narbensekret auf dem Querschnitt des Griffels durch Zuckerlösungen von bestimmter Konzentration ersetzt, dann der Griffel bestäubt.

Griffel von *Hemerocallis* wurden zu solchen Versuchen verwendet; Sie wurden mit konzentrierter Zuckerlösung bedeckt und dann bestäubt. Der Pollen keimte zwar, doch nicht sehr zahlreich und die Schläuche sahen anormal aus. Auch bei *Petunia* keimte der Pollen in konzentrierter Zuckerlösung auf dem Griffel, die Schläuche blieben jedoch ganz kurz. Voller Erfolg war nie mit diesen Versuchen zu verzeichnen.

Auf Objektträgern in konzentrierter Zuckerlösung keimte *Petunia*-pollen nie; die Körner quollen sehr stark auf, platzten aber nicht.

Um die Keimfähigkeit des Pollens von *Petunia* in Zuckerlösungen überhaupt zu untersuchen, wurden Objektträgerkulturen hergestellt; der Pollen wurde in einen über hohlgeschliffenem Objektträger hängenden Tropfen Rohrzuckerlösung von verschiedener Konzentration ausgesät.

Die Tabelle I zeigt die Ergebnisse dieser Versuche.

Tabelle I.

Pollenkulturen in Rohrzuckerlösungen (Pollen von *Petunia*).

Lösung	Pollen	Pollenschlauch
5%	+	vereinzelt anormale Schläuche
10%	—	kurze
15%	+	Schläuche länger, aber anormal
20%	+	Schläuche lang, anormal gewunden, teils
25%	+	geplatzt

Von 5% bis zu 25% Rohrzuckerlösung aufsteigend, ist bei zunehmender Konzentration reichlichere Keimung der Pollenkörner festzustellen. Wir haben bei 5% Rohrzuckerlösung am meisten geplatzte Körner, nur vereinzelte haben normale, häufig gewundene Schläuche getrieben, die meist am Ende geplatzt waren. Mit steigender Konzentration nimmt die Zahl der geplatzen Körner ab, bis wir bei 25% die meisten gekeimten Körner finden, deren Schläuche allerdings anormal gewunden sind. Am Rande des Zuckerlösungstropfens liegen die meisten gekeimten Körner; die Schläuche zeigen keine bestimmte Wachstumsrichtung an, sind teilweise am Ende geplatzt. In konzentrierter Zuckerlösung finden sich überhaupt keine geplatzen Körner mehr, doch auch die Zahl der gekeimten Pollenkörner ist nicht groß und die Schläuche sind nur kurz. Zu hoher Wassergehalt veranlaßt die Körner zum Platzen.

Tabelle II.

Pollenkulturen in Traubenzuckerlösungen (Pollen von *Petunia*).

Lösung	Pollen	Pollenschlauch
5%	—	vereinzelt Schläuche, sind aber geplatzt
10%	—	
15%	—	vereinzelt kurze Schläuche
20%	—	0
25%	—	0
30%	+	0

Nun war es wichtig festzustellen, wie andere Zuckerlösungen auf den Pollen einwirkten. Es wurden Pollenkulturen in Traubenzuckerlösungen hergestellt, aufsteigend von 5—30%. Tabelle II. Man sieht daraus, daß der Pollen im allgemeinen überhaupt in Traubenzucker schlechter keimt, als im Rohrzucker; auffallenderweise finden sich aber hier genau

umgekehrt wie die Tabelle I vom Rohrzucker zeigte, bei niederster Konzentration der Lösung neben viel geplatzten Körnern noch einzelne gekeimte, die von 20% an vollständig fehlen; bei 30% Traubenzuckerlösung sind alle Körner zwar sehr stark gequollen, vereinzelt auch geplatzt, aber kein einziges ist gekeimt.

Tabelle III.

Pollenkulturen in Mannitlösungen (Pollen von *Petunia*).

Lösung	Pollen	Pollenschlauch
5%	—	0
10%	—	0
15%	—	0
20%	—	0
25%	—	0

+ = gekeimter Pollen.

— = geplatzter Pollen.

Fehlen eines Pollenschlauches ist mit 0 bezeichnet.

Mannitlösungen wirkten schädlich auf den Pollen von *Petunia* und *Datura sanguinea*. Geplatzte Körner finden sich noch vereinzelt bei niederer Konzentration, Keimung ist nirgends zu beobachten.

Es lag die Vermutung nahe, daß bei der Einwirkung der Zuckerlösungen der Molekülgehalt der einzelnen gelösten Stoffe für die verschiedenen Resultate verantwortlich zu machen sei. Deshalb wurden aequimolekulare Lösungen von Rohrzucker, Traubenzucker, Mannit und Galaktose hergestellt, denen die Werte von 5 — 25% Rohrzuckerlösung in Intervallen von 5:5 entsprachen.

Bei diesen Versuchen ließ sich durchaus keine Gesetzmäßigkeit erkennen. Es läßt sich daraus entnehmen, daß nicht eine osmotische Wirkung der verschiedenen Zuckerlösungen auf den Pollen vorliegt, sondern daß die einzelnen Zuckerarten eine chemische Wirkung auf die Pollenkörner ausüben.

Walderdorff⁵¹⁾ machte vergleichende Keimungsversuche auf Gelatine und *Oenothera*-Narbenschleim. Aus der dort angeführten Tabelle läßt sich entnehmen, „daß es sich dabei in erster Linie um chemische Reize handeln muß, wenn diese auch, wie es scheint, nicht von ganz spezifischer Natur sein müssen, da öfters Pollen auf dem einen Substrat zur Keimung gelangten, auf dem anderen nicht. Wären ausschließlich die osmotischen Verhältnisse maßgebend, so müßte Keimung auf beiden Substraten gleich gut erfolgen, denn der osmotische Druck ist ja beidemale der gleiche.“

Um das Austrocknen des Griffelquerschnittes zu verhindern und das Platzen der Pollenkörner in Zuckerlösungen zu niederer Konzen-

tration zu vermeiden, wurde ihnen jetzt die Lösung auf andere Weise geboten.

An einer Anzahl Blüten von *Petunia* wurden wieder die Narben abgeschnitten, der Griffel bestäubt. Eine feine Glaskapillare, die vorher genau auf den Griffel probiert war, wurde zur Hälfte mit der Zuckerlösung gefüllt. Um ein Austropfen der Lösung aus der Kapillare zu verhindern und sie zugleich fest auf den Griffel aufsetzen zu können, wurde das obere Ende des Griffels mit Vaseline bestrichen; darauf die Kapillare mit der Zuckerlösung auf den bestäubten Griffel aufgesetzt, so, daß der Meniskus der Lösung 2—3 mm über dem bestäubten Griffelquerschnitt stand, dazwischen also ein kleiner, feuchter Raum gebildet wurde, der gleichzeitig den Pollenkörnern genügend Sauerstoff zur Keimung bot. Die Lösungen wurden kapillar festgehalten, sie konnten also nicht abtropfen. Es war wesentlich, nicht zuviel Pollen auf den Griffelquerschnitt zu bringen, damit die verhältnismäßig sehr geringe Menge Sauerstoff den Körnern zur Keimung genügte.

Es waren Kapillaren mit 5%, 10%, 15%, 20%, 25%, 30% Rohrzuckerlösung gefüllt und alle in der beschriebenen Weise auf Griffel von *Petunien*blüten aufgesetzt worden.

Nach 2 Tagen wurden die Kapillaren vorsichtig abgenommen, der Pollen vom Griffel auf einen Objektträger abgestreift und unter dem Mikroskop untersucht.

Bei 5% Rohrzuckerlösung waren alle Körner stark gequollen, einige geplatzt, ganz vereinzelt hatten einige gekeimt, doch nur kurze, dicke Schläuche getrieben.

Auch bei 10%, 15% und 20% Rohrzuckerlösung hatten einige Körner Schläuche getrieben. Längere und zahlreichere Schläuche fanden sich bei 25% und 30%, sie sahen jedoch anormal aus und waren auch nach 4 Tagen noch nicht in das Griffelgewebe eingedrungen.

Jedenfalls war bei diesen Versuchen, wo die Pollenkörner nicht direkt mit der Zuckerlösung in Berührung kamen, eine weitaus günstigere Wirkung auf den Pollen zu beobachten.

Andere Zuckerlösungen wurden nicht in derselben Weise angewendet.

Bei den folgenden Versuchen wurde nur darauf geachtet, das Austrocknen der Griffelschnittfläche zu verhindern, um den Pollen dort zur Keimung zu bringen auch ohne das Narbensekret; eine Zuckerlösung war dazu vielleicht gar nicht nötig.

Mohl³⁷⁾ macht eine Angabe, wonach er die Bildung von Pollenschläuchen in Wasser beobachtet hat; doch sollen die im Wasser ge-

bildeten Röhren nicht so lang gewesen sein, wie die auf der Narbe entstanden.

Jost²²⁾ gelang es, den Pollen der Gramineen, den man bis dahin künstlich noch nie zur Keimung gebracht hatte, auf den Blättern bestimmter Wasserpflanzen zur normalen Schlauchbildung zu veranlassen. „Dactylispollen keimte auf der Unterseite der Blätter von *Limnanthemum nymphaeoides* in einer Reichhaltigkeit, wie sie noch nie erzielt worden war.“

Damit war, für die Gramineen jedenfalls, der Beweis geliefert, daß sie auch ohne Narbe, vor allem ohne Narbensekret in vollständig normaler Weise zu keimen vermögen. Auf den überaus feinen Narben der Gramineen ist ja auch von dem Narbensekret so gut wie gar nichts zu sehen, selbst an warmen, sonnigen Tagen.

Darüber finden wir bei Gärtner¹²⁾ die genauesten Beobachtungen: „Wenn auch das palpable Dasein dieser Feuchtigkeit bei solchen Narben, welche in feine Wolle oder feine Haare ausgedehnt sind, sich nicht so deutlich zeigt, wie bei vielen Caryophylleen, Gramineen, Convolvulaceen, Malvaceen, Leguminosen usw., so muß doch die dunstförmige Absonderung dieser Narben sehr beträchtlich sein“.

Daß viele Pollenkörner schon in feuchter Luft zu keimen vermögen, zeigte Molisch.

Wurde z. B. bei *Escallonia macrantha* der Griffelquerschnitt mit Wasser bedeckt und dann bestäubt, so fanden sich zwar vereinzelt gekeimte Körner, alle waren sehr stark gequollen, viele geplatzt. Platzen trat natürlich bei mehr oder weniger empfindlichen Pollen früher oder später immer ein, mußte also vermieden werden, d. h. der Pollen durfte mit dem Wasser nicht direkt in Berührung kommen.

In derselben Weise wie vorher wurden jetzt feine Glaskapillaren anstatt mit Rohrzuckerlösung zur Hälfte mit Wasser gefüllt. Wieder wurden Petunienblüten verwendet, die Narben abgeschnitten, die Griffel bestäubt und die mit Wasser gefüllte Glaskapillare, die an einem Ende mit Vaseline verschlossen war, auf den Griffel aufgesetzt. Der Pollen kam mit dem Wasser nicht in Berührung, es wurde nur ein kleiner feuchter Raum gebildet zwischen Pollenkörnern und dem Wasserspiegel und auf diese Weise die Schnittfläche des Griffels und die Pollenkörner feucht gehalten.

Nach 3 Tagen fand sich eine Anzahl gekeimter Körner auf der Schnittfläche des Griffels; auf Längsschnitten durch den Griffel waren Schläuche zu sehen, die normal in das Griffelgewebe eingedrungen waren.

Zur Kontrolle wurden nebeneinander folgende 3 Versuche ausgeführt:

1. Narbe abgeschnitten, Griffel mit Narbensekret bedeckt und bestäubt.
2. Narbe abgeschnitten, Griffel bestäubt, Glaskapillare mit Wasser aufgesetzt.
3. Narbe abgeschnitten, Griffel bestäubt, nicht feucht gehalten.

Bei 1. fanden sich normale lange Schläuche, die auch zahlreich in den Griffel hineingewachsen waren.

Bei 2. hatten die Körner wieder gekeimt, waren auch normal eingedrungen, wenn auch nicht so zahlreich wie bei 1.

Bei 3. vertrocknete die Schnittfläche des Griffels, die Körner sind nicht gequollen, kein einziges hat gekeimt.

An *Lilium lancifolium*, das wegen seiner großen Narben sehr geeignet war, wurden dieselben Versuche genau ebenso durchgeführt wie bei *Petunia*. Hier zeigte sich der Erfolg noch viel schöner. Die Körner hatten auf dem Griffelquerschnitt, der durch die aufgesetzte, mit Wasser gefüllte Kapillare feucht gehalten wurde, reichlich gekeimt und waren in normaler Weise weit in den Griffel eingedrungen. Wurde bei *Lilium lancifolium* die Narbe entfernt und der Griffel ohne Narbensekret bestäubt, so vertrocknete auch hier die Schnittfläche des Griffels vollständig, der Pollen keimte nicht. Wurde aber das Glas mit der Blüte in eine Schale mit Wasser gestellt und darüber eine Glasglocke gestülpt, so war genügend Feuchtigkeit vorhanden: nach einigen Tagen hatte der Pollen so reichlich auf dem feucht gehaltenen Griffelquerschnitt gekeimt wie auf der Narbe und die Schläuche waren weit in den Griffel hineingewachsen.

Strasburger⁴⁷⁾ war es, wie schon oben erwähnt, gelungen, normale Schlauchbildung mit eigenem Pollen auf dem Griffelquerschnitt zu erzielen bei bestimmten Solanaceen und Liliaceen, wobei es nicht notwendig gewesen war, den Griffel vor dem Austrocknen zu schützen. Das Narbensekret war jedenfalls hier zur Keimung des Pollens nicht notwendig. Bei *Tulipa Gesn.* stellte Strasburger ja sogar normale Befruchtung fest nach Abschneiden der Narbe, ohne daß das Narbensekret für die erfolgreiche Bestäubung nötig gewesen wäre. Möglicherweise sind es nur bestimmte Familien, bei denen die Bestäubung auch nach Abschneiden der Narbe erfolgt.

Zahlreiche Bestäubungsversuche nach Abschneiden der Narbe auf dem Griffelquerschnitt, der durch eine mit Wasser gefüllte Kapillare feucht gehalten wurde, gelangen jedoch an Vertretern der verschiedensten

Pflanzenfamilien. Damit war bewiesen, daß das Narbensekret zur normalen Keimung des Pollens nicht unbedingt erforderlich ist; es muß für eine bestimmte Menge Feuchtigkeit gesorgt werden. Diese ist allerdings in den meisten Fällen unentbehrlich, ausgenommen die von Strasburger gemachten Beobachtungen.

Tabelle IV.

Versuche mit aufgesetzten Kapillaren über bestäubtem Griffelquerschnitt.

Pollen	Keimung
Aloe	Wenig Körner trieben lange Schläuche
Ornithogalum thyrs.	Vereinzelt kurze Schläuche
Clivia	Wenig Körner trieben lange Schläuche
Cheiranthus	Wenig gekeimte Körner
Papaver	Wenig kurze Schläuche
Pelargonium	Pollen nicht gekeimt
Tropaeolum	Pollen reichlich gekeimt
Dictamnus alba	Wenig gekeimte Körner
Fuchsia	Wenig Körner trieben lange Schläuche
Jussieua repens	Pollen nicht gekeimt
Rhododendron	Pollen nicht gekeimt
Datura sanguinea	Wenig Körner trieben lange Schläuche
Achimenes hybrida	Pollen reichlich gekeimt
Mimulus luteus	Pollen reichlich gekeimt

Wie wesentlich der Feuchtigkeitsgehalt des Substrates ist, auf dem der Pollen zur Keimung gebracht werden soll, beweisen noch folgende Versuche.

Pollen von Liliaceen und Solanaceen wurde auf Gelatine- und Agarschichten gleicher Konzentration ausgesät. Er bevorzugte zur Keimung immer den Agar, auf dem er reichlich keimte, während auf Gelatine nur vereinzelt Körner Schläuche trieben, die bald am Ende platzten. Der Grund dafür ist wohl darin zu suchen, daß der Agar wesentlich länger feucht bleibt als die Gelatineschicht von gleicher Dicke, die sehr bald eintrocknet. Damit zeigen auch diese Versuche, daß nicht die chemische Zusammensetzung, sondern im wesentlichen der Feuchtigkeitsgehalt des umgebenden Mediums für die Keimung des Pollens von Bedeutung ist.

In einer Petrischale, die mit Gelatine ausgegossen war und offen an trockener Luft stehen blieb, keimte der Pollen von *Triteleia uniflora* nicht; in der geschlossenen Schale, in der die Gelatine die Feuchtigkeit länger hielt, hatte nach 1 Tag jedes Korn gekeimt.

In einer Petrischale mit Agar keimte der Pollen in der offenen Schale so gut wie in der geschlossenen: Mit demselben Ergebnis wurde zu diesen Versuchen der Pollen von *Clivia* und *Monochaetum hirsutum* verwandt.

Um genauere Werte über den Grad der Feuchtigkeit zu ermitteln, der für die Keimung des Pollens optimal ist, wurden Schalen ausgegossen mit Agar von verschiedenem Prozentgehalt: 0,3 %, 0,8 %, 1,5 %, 2,5 %. Pollen von *Scilla*, *Triteleia uniflora*, *Petunia*, *Freesia refracta*, *Clivia*, *Monochaetum* wurden ausgesät. Bei *Petunia*, *Triteleia* und *Monochaetum* fanden sich die meisten Pollenschläuche bei 0,8 %; *Scilla*, *Freesia refracta* und *Clivia* keimten auf keiner der Agarschichten.

Eine zweite Versuchsanordnung diente dazu, Pollen bei verschiedener Feuchtigkeit zur Keimung zu bringen.

Unter drei Glasglocken wurden offene Schalen mit 10 %, 50 %, 90 % Schwefelsäure gestellt. Auf einem Dreifuß aus Draht stand über der Schwefelsäureschale eine Petrischale, die mit einer Schicht Agar ziemlich dick ausgegossen war. Auf dem Agar wurde Pollen von *Triteleia uniflora* und *Clivia* ausgesät. Die Glasglocken waren auf einer geschliffenen Glasplatte luftdicht abgeschlossen mit einem Vaselinerand. Um möglichst schnell gleichmäßig trockene Luft in der Glocke herzustellen, wurden Windräder darin angebracht.

Die Körner keimten am zahlreichsten über der Schale mit 10 % Schwefelsäure. Da jedoch die Agarschichten sehr rasch austrockneten und Pollenkörner und Schläuche bald zugrunde gingen, erwies sich diese Methode zu längerer Beobachtung nicht geeignet. Genaue Angaben über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf den Pollen macht Pfundt⁴⁴⁾. Das Minimum wie das Maximum der Lebensdauer für verschiedene Pollenarten fand er bei sehr verschiedenen Feuchtigkeitsgraden. Bei Schwankungen in der Luftfeuchtigkeit ist die Lebensdauer des Pollens für die gleiche Art variabel.

Der Wassergehalt des Sekretes hat also sicherlich einen wesentlichen Einfluß auf die Keimung des Pollens.

Wurden nach dem Regen nasse Blüten im Freien mit trockenem Pollen bestäubt, so gelangten nur vereinzelte Körner zur Keimung. Ebenso wirkte Abwaschen der Narbe nachteilig auf die Pollenkeimung. Pollenkulturen auf Narbensekret, das mit Regenwasser leicht verflüssigt worden war, gelangen nie; ganz selten keimten wenige Körner auf dem verflüssigten Narbensekret.

Wir beobachten niemals, das Blüten bei trübem oder Regenwetter von den Insekten bestäubt werden. Das hängt damit zusammen, daß die Antheren sich bei Regenwetter nicht oder viel langsamer öffnen, als bei Sonne, ganz abgesehen davon, daß Insektenbestäubung bei dieser Witterung nicht stattfindet und daß bei trübem Wetter kein Narbensekret gebildet wird. Sind die Antheren schon geöffnet, so platzt der

Pollen der allermeisten Pflanzen bei der Benetzung. Das Narbensekret wird durch den Regen verflüssigt oder weggewaschen und muß erst wieder bei Sonnenwärme erneuert werden, wenn die Befruchtung erfolgreich sein soll. Über die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen Benetzung hat Lidforß²⁶⁾ die eingehendsten Untersuchungen gemacht. Gegen Benetzung widerstandsfähige Pollenkörner findet er meist bei Pflanzen, deren Sexualorgane den Niederschlägen ausgesetzt sind. Bei solchen widerstandsfähigen Formen wird die Keimung nur beschleunigt, wenn sie vom Regen auf der Narbe getroffen werden.

Die Abschneideversuche haben uns erstens gezeigt, daß die Keimung der Pollenkörner nicht notwendig an die Narbe gebunden ist.

Sie geht auf dem Griffelquerschnitt ebensogut vor sich, wenn er mit dem Narbensekret bedeckt wird.

Wir sahen zweitens, daß die Pollenkeimung bei den verschiedensten Familien auch nicht an das Narbensekret gebunden ist, sondern auf dem Griffelquerschnitt ebensogut gelingt wie auf der Narbe, wenn dem Pollen genügend Feuchtigkeit geboten wird.

Wir müssen deshalb annehmen, daß das Narbensekret im wesentlichen die Aufgabe hat, rasches Austrocknen des Pollens und der Narbe zu verhindern. Darin müssen wir seine wesentliche Bedeutung für die Pollenkeimung erkennen; es sind nicht etwa chemische Reize spezifischer Natur, die die Keimung des Pollens bewirken.

Wir sahen, daß eine gewisse Menge von Feuchtigkeit für den Pollen zur Keimung unerläßlich ist; die Narbe darf nie trocken werden, wenn die Bestäubung von Erfolg sein soll. Damit stimmen einige Beobachtungen an Solanaceen überein. Während der Pollen auf Narben, die das Sekret frisch ausgeschieden hatten, sehr bald üppig keimte, fanden sich stets auf Narben, deren Sekret schon einige Tage alt war und das sich gegenüber dem frisch ausgeschiedenen wesentlich verdickt hatte, nur spärlich gekeimte Körner. Der Grund ist wohl darin zu suchen, daß das Sekret nach einigen Tagen eine beträchtliche Menge seines Wassergehaltes eingebüßt hat, konzentrierter geworden ist und dem Pollen nicht mehr die zur Keimung nötige Feuchtigkeit bietet. Das ließ sich auch auf Objektträgerkulturen bei *Salpiglossis* und *Nierembergia* zeigen. Wurde der Pollen auf ganz frisches, flüssiges Sekret ausgesät, so keimte fast jedes Korn; war das Sekret älter, dickflüssig und milchig, so keimten nur vereinzelte Körner. Auch Gärtner¹²⁾ beobachtet, daß bei Verzögerung der Bestäubung um einige Tage „die Feuchtigkeit auf der Narbe dicklich und schmierig wird“.

III. Untersuchungen über die chemischen Eigenschaften der Narbe.

Zur Vervollständigung der Versuche über die Natur des Narbensekretes müßte man an eine mikrochemische Untersuchung der Narbenfeuchtigkeit gehen, die freilich großen Schwierigkeiten unterworfen ist bei den verschwindend kleinen Mengen, in denen sie einem zur Verfügung steht, selbst von Narben, die sie in verhältnismäßig großer Menge sezernieren.

Betrachten wir aufmerksam die Narben der Blumen, die an Formen die reichste Mannigfaltigkeit aufweisen, so fällt uns auf, daß die Narbenfeuchtigkeit, die sie in feinen, glänzenden Tropfen absondern, sehr verschiedene Konsistenz besitzt. Gärtner schreibt darüber: „Bei vielen Pflanzen erscheint sie in einer tropfbar flüssigen Gestalt, und scheint klar zu sein, wie z. B. bei *Nicotiana*: bei anderen ist sie mehr schleimig wie bei *Ribes*, *Datura*, *Physalis*; bei noch anderen ist sie klebrig, so daß kleine Insekten an der damit überzogenen Narbe hängen bleiben, z. B. den *Onagrarien*, *Malva*, *Lobelia*: bei einem sehr großen Teile der Pflanzen aber und bei ganzen Familien, wie bei den *Caryophyllen*, *Gramineen*, *Cyperoideen*, *Leguminosen* erfolgt die Absonderung in dunstförmiger Gestalt“.

Gärtner streifte die nässende Narbe von *Nicotiana rustica*, *paniculata*, *Langsdorfii* oder *glauca* leicht auf Papier ab; dann blieb ein Fleck zurück, „welcher zerfließt und sich nach und nach weiter ausbreitet, nach einiger Zeit aber durch Erwärmung wieder kleiner wird; doch nach völligem Trocknen einen jahrelang bleibenden, durchscheinenden Fleck auf dem Papier hinterläßt“. Gärtner schloß daraus, „daß diese Flüssigkeit aus zwei Hauptbestandteilen, nämlich größtenteils aus Wasser und dann aus einer fixeren Materie bestehe. Nektar von Blumen und aufgelöster Zucker geben zwar auch einen Fleck auf dem Papier, er wird aber glänzend und verschwindet bald gänzlich.“

Koelreuter²⁵⁾ macht einen Versuch, dessen Ergebnis höchst überraschend ausfiel, der uns aber in der Kenntnis über die chemische Beschaffenheit der Narbenfeuchtigkeit dem Ziele näher führt. Die Beschreibung des Versuches sei am besten aus Koelreuter mit seinen eigenen Worten wiedergegeben.

„Ich verschnitt zu dem Ende den 4. Juli drei noch ganz geschlossene Blumen von *Nicotiana rustica* auf die gewöhnliche Art, und ließ sie in dem Zustande so lange, bis sich die weibliche Feuchtigkeit hier und da auf demselben in Gestalt kleiner Tropfen zeigte. Alsdann trug ich einen Tropfen süß Mandelöl auf und breitete denselben ver-

mittelst eines feinen Pinsels auf der ganzen Oberfläche des Stigma gleich aus. So unmöglich dies bei einem Tropfen Wasser, oder bei irgendeiner anderen wässerichten Flüssigkeit zu bewerkstelligen wäre, so leicht geht es bei einer jeden ölichten Materie vonstatten; ja, es geschieht sogar die Ausbreitung derselben und ihre Vermischung mit der weiblichen Feuchtigkeit, als einer ebenfalls ölichten Materie größtenteils schon von sich selbst, und fast augenblicklich. Nach dieser Zubereitung faßte ich mit einem feinen Pinsel eine zu einer vollkommenen Befruchtung mehr als hinreichende Quantität Samenstaub auf und versenkte ihn in dem das Stigma allenthalben ganz bedeckenden Tropfen Mandelöl. Die Befruchtung ging bei allen dreien glücklich vor sich.“

Am Schluß des Paragraphs heißt es weiter: „Nun will ich zeigen, was sich aus den glücklich gelungenen Versuchen dieses Paragraphen für eine Folgerung ziehen läßt. Ich muß aber vor allen Dingen voraussetzen, daß

1. die weibliche Feuchtigkeit, als auch diejenige Materie, die ein jedes reifes Samenstäubchen nach und nach ausgesondert, ölichter Natur ist, und beide sich mit einem jeden Öle, es sei auch, was es für eines wolle, aufs Innigste und Gleichförmigste vermischen lassen;
2. daß sich kein Samenstaub weder in der weiblichen Feuchtigkeit, noch in irgendeinem Öle um ein merkliches ausdehnet, und seine natürliche Gestalt so verändert, wie er es allemal im Wasser zu tun pflegt, und
3. daß noch kein einziges Samenstäubchen in diesen ölichten Feuchtigkeiten aufgeplatzt ist und seine körnichte Materie von sich gegeben hat. Nimmt man dieses als richtig an: so wird man die auf ersterwähnte Versuche erfolgte Befruchtung jener flüssigen und gleichförmigen ölichten Materie des Samenstaubs, die sich mit der weiblichen Feuchtigkeit des Stigma und mit gedachten natürlichen Ölen vermischt . . . „notwendigerweise zuschreiben, und sie folglich für den wahren männlichen Samen annehmen müssen.“

Medicus³³⁾ bringt einen Tropfen Öl auf eine Glasplatte und legt den „Samenstaub“ darauf und beobachtet, „wie seine sanft ausfließenden Feuchtigkeiten sich mit dem Öle genau verbinden“. „Legt man ihn aber auf einen Tropfen Wasser, so zerplatzt er entweder, oder wenn er, wie es am gewöhnlichsten ist, ganz bleibt, so zeichnen sich seine sanft ausströmenden Feuchtigkeiten genau vom Wasser ab, und verbinden sich auf keine Art und Weise mit demselben.“

Zunächst schien es der Mühe wert, Koelreuters Versuche genau in der Weise zu wiederholen, wie oben mit seinen eigenen Worten angegeben wurde.

Wieder dienten meist Solanaceen zu diesen Versuchen. Bei *Cestrum elegans* wurde das Narbensekret von der Narbe abgesaugt, die Narbe darauf mit Bergamottöl bedeckt und bestäubt. Die Pollenkörner keimten zwar, drangen auch in das Griffelgewebe ein, aber die Narben schrumpften nach 2 Tagen, die Blüten verloren ihre frische, rote Farbe und fielen ab. Da das ätherische Öl sichtlich eine Schädigung der Blüten hervorrief, wurden indifferente Öle zu den folgenden Versuchen angewendet, namentlich Mandelöl.

Narben von *Cestrum Parquii*, auf denen die ersten glänzenden Tropfen des Sekretes zu sehen waren, wurden mit einem feinen Pinsel mit einem Tropfen Mandelöl bedeckt, so daß das Öl sich vollständig auf der Narbe ausbreitete und sie wie mit einer Kappe von allen Seiten bedeckte. Darauf wurde Blütenstaub in das Öl hineinversenkt, der darin untersank. Am nächsten Tage wurden die Blüten untersucht, der Öltropfen von den Narben vorsichtig auf einen Objektträger abgestreift; der Pollen hatte unter der Kappe des Mandelöls reichlich gekeimt. Auch bei *Escallonia macrantha*, wo auf die Narbe, die schon reichlich Sekret ausgeschieden hatte, noch ein Tropfen Mandelöl gebracht und die Narbe dann bestäubt wurde, keimte der Pollen reichlich unter dem Öl.

Bei *Hemerocallis flava* keimte der Pollen auf der Narbe im Öltropfen ebenso reichlich wie auf der Narbe ohne Öl. Namentlich an Solanaceen: *Petunia*, *Nicotiana* usw. wurden diese Versuche zahlreich ausgeführt; es gelangen alle Bestäubungen auf der Narbe nach der Bedeckung mit Mandelöl genau so gut wie unter normalen Verhältnissen auf der Narbe.

Wurde das Sekret von den Narben abgesaugt, darauf die Narben mit Mandelöl bedeckt, so ging die Bestäubung ebensogut vor sich, wie auf der Narbe bei Gegenwart des Sekretes.

Nach Abschneiden der Narbe und Bedeckung des Griffelquerschnitts mit Mandelöl, gelang die Bestäubung ebenfalls immer; z. B. bei *Hemerocallis*, Solanaceen usw. Alle diese Bestäubungsversuche mit Mandelöl bestätigten die Resultate Koelreuters.

Neben diesen Versuchen auf den Narben wurden zur leichteren Beobachtung zahlreiche Pollenkulturen auf hohl geschliffenen Objektträgern angelegt, teils auf Narbensekret, teils im Mandelöl.

Renner machte solche Keimungsversuche auf *Oenothera*-Narbenschleim. Die *Oenothera*-Narbe wurde auf dem Deckglas abgestreift, das Sekret blieb daran haften; nach dem Eintrocknen wurde der Pollen darauf ausgesät, daneben kam der Flüssigkeitstropfen. Dann wurde das Deckglas mit Vaseline auf einen hohl geschliffenen Objektträger gedichtet.

In dieser Weise wurden die folgenden Versuche vorgenommen. Pollen von *Cestrum elegans* wurde auf das eingetrocknete Narbensekret ausgesät, ein Tropfen Wasser daneben gesetzt. Der Pollen keimte reichlich, trieb lange, normale Schläuche. Fehlte der Wassertropfen neben dem Sekret, so keimte der Pollen nie; die Körner waren oft stark gequollen, doch konnten sie nie zur Keimung gebracht werden. Dies Ergebnis stimmt mit allen vorhergehenden Versuchen überein; wir sehen wieder deutlich daraus, daß der Pollen zur Keimung Wasser braucht. Befindet sich ein Wassertropfen neben dem eingetrockneten Sekret, so quillt dieses auf, der Pollen kann sich daraus die notwendige Feuchtigkeit verschaffen und keimt.

Bei *Solanaceen*, *Oenotheraceen* u. a. gelangen diese Versuche alle in derselben Weise.

Ebenso wurden Kulturen in Mandelöl gemacht; anstatt auf das Narbensekret, wurde der Pollen in einen Tropfen Mandelöl gebracht, daneben ein Tropfen Wasser gesetzt und das Deckglas wie vorher mit Vaseline auf einen hohl geschliffenen Objektträger gedichtet.

Bei allen Pollenkulturen, die nebeneinander auf Narbensekret neben einen Wassertropfen und in Mandelöl neben einem Wassertropfen hergestellt wurden, bewirkte das Sekret raschere Keimung der Körner. In Öl traten die beiden ersten Pollenschläuche meist erst 1 Stunde später auf.

Aus den Tabellen V—VII sind die Ergebnisse der Pollenkulturen in Mandel-, Lein-, Olivenöl ersichtlich.

Wir sehen aus diesen Versuchen: 1. daß die Wirkung der einzelnen Öle auf den Pollen sehr verschieden ist; worin die Ursache dafür zu suchen ist, ist schwer zu sagen.

2. sehen wir, daß der Pollen auch im Mandelöl genau wie auf dem eingetrockneten Sekret nur quillt und auskeimt, wenn ihm genügend Feuchtigkeit geboten wird. Im Öltropfen verändert kein Pollenkorn seine Gestalt; wird dagegen neben den Öltropfen ein Wassertropfen gegeben, so quillt der Pollen der meisten Pflanzen im Öl und treibt Schläuche, die allerdings oft am Ende platzen, wenn die Körner mehrere Tage in Öl liegen.

Tabelle V.
Pollenkulturen in Mandelöl.

Pflanze	Mandelöl ohne Wasser	Mandelöl mit Wasser
Hydrocleis		nicht gekeimt
Eichhornia azurea .	nicht gekeimt	" "
Lilium lancifolium .		" "
Aloe	" "	" "
Tulipa Gesn. . . .	" "	wenig "
Uvularia	viel geplatzt	" "
Clivia	nicht gekeimt	nicht "
Freesia refracta . .	" "	reich "
Moraea bicolor . . .	" "	anormale Schläuche
Homeria	" "	gekeimt, Schläuche ge-
		wunden
Papaver	" "	nicht gekeimt
Dicentra spect. . . .	" "	reich "
Corydalis	teils "	" "
Pelargonium	nicht "	nicht "
Oxalidac.	" "	kurze Schläuche
Dictamnus alba . . .	" gequollen	nicht gekeimt
Ribes	gekeimt	gekeimt
Escallonia macr. . .	nicht gequollen	" "
Lythrum salicaria . .		nicht gekeimt
Jussieuia repens . . .	nicht gekeimt	" "
Godesia amoena . . .		" "
Epilobium ang. . . .		reich "
Primula acaulis . . .	" "	nicht "
Jasminum nud.	" "	teils "
Gentiana lutea	" "	Schläuche platzen
		nicht gekeimt
Ipomoea	" "	" "
Anschusa off.	" "	" "
Petunia	" "	reich "
Cestrum elegans . . .	" "	" "
Verbascum		nicht "
Alonsoa		gekeimt
Antirrhinum		reich gekeimt
Torenia Fournieri . .	" "	vereinzelt gekeimt
Rehmannia ang. . . .	" "	" "
Veronica	" "	nicht gekeimt
Mimulus luteus . . .	" "	" "
Campanula	" "	" "
Centropogon surin. .	" "	" "
Diervillea	" "	" "
Chrysanthemum . . .	" "	gekeimt

Tabelle VI.
Pollenkulturen in Leinöl.

Pflanze	Leinöl ohne Wasser	Leinöl mit Wasser
Petunia	nicht gekeimt	kurze anormale Schläuche
Cestrum elegans	" "	nicht gekeimt
Chrysanthemum		vereinzelt kurze Schläuche

Tabelle VII.
Pollenkulturen in Olivenöl.

Pflanze	Olivenöl ohne Wasser	Olivenöl mit Wasser
Petunia	gequollen, nicht gekeimt	vereinzelt Schläuche
Cestrum elegans	nicht gekeimt	nicht gekeimt

Über das Lösungsbestreben des Wassers in Ölen ist mir keine Literatur bekannt geworden, doch sprechen folgende Versuche dafür, daß sich im Mandelöl Wasser (in Form von Wasserdampf) zu lösen vermag bei gewöhnlichen Druckverhältnissen.

Wurde blaues, wasserfreies Kobaltpapier mit einem Öltropfen betupft und im Zimmer aufgehängt, so trat nach kurzer Zeit Rotfärbung ein, mit Ausnahme des Fettflecks, der seine blaue Farbe behielt; erst nach einer halben Stunde verfärbte sich der Öltropfen und hatte bald nachher die Farbe des übrigen Papiers. Um dem Einwand zu begegnen, daß kapillare Kräfte trotz der Ölimprägnation Ursache der Kobaltchlorürverfärbung seien, wurde wasserfreies Kobaltchlorür in einem kleinen Schälchen unter Öl getaucht. Das Kobaltchlorür war vollständig mit Öl überdeckt und verfärbte sich in feuchter Kammer nach einigen Stunden. War die Dampfsättigung der Luft weniger groß, so trat die Verfärbung auch später ein. Der Versuch wurde modifiziert durch Anwendung von Phosphorpentoxyd, das nach einigen Stunden seine honigartige Konsistenz annahm.

Um den Wassergehalt des käuflichen Mandelöls zu prüfen bei Feuchtigkeitsausschluß, wurde blaues Kobaltchlorür in Öl luftdicht abgeschlossen. Die Verfärbung blieb bei einem leichten Rot und selbst nach 8 Tagen konnte kein weiterer Farbwechsel konstatiert werden. Diese Experimente machen die Versuchsanordnung, daß neben dem in Öl liegenden Pollen ein Wassertropfen, d. h. Luft mit relativ hoher Dampfsättigung, vorhanden sein muß, verständlich.

Wie wir aus der Tabelle V sehen, keimt der Pollen der verschiedensten Pflanzenfamilien in Mandelöl. Wie die Feuchtigkeit trotz des Öltropfens, der den Pollen vollständig einschließt, von den Körnern aufgenommen werden kann, ist schwer zu erklären. Man könnte sich vorstellen, daß die Körner im hängenden Öltropfen sinken und so weit an die Oberfläche des Tropfens gelangen, daß sie Sauerstoff und Feuchtigkeit doch noch genügend aufnehmen können.

Um das Sinken der Körner im Öltropfen zu verhindern, wurde der Objektträger umgedreht, so daß der Öltropfen nicht hing, sondern auf dem Deckglas lag. So lagen die Pollenkörner in der Tiefe des Öltropfens und waren von allen Seiten von ihm umgeben. Die Körner keimten auch hier reichlich.

Wurde derselbe Versuch gemacht ohne Wassertropfen neben dem Öl, so keimten die Körner nicht, veränderten ihre Gestalt überhaupt nicht. Danach mußte man annehmen, daß das Öl den Pollen nicht daran hindert, genügend Feuchtigkeit aus dem Wassertropfen aufzunehmen.

Es wurde noch ein anderer Versuch gemacht. Auf einen flachen Objektträger wurde ein Tropfen Mandelöl gebracht, und in diesen Pollen von *Petunia* hineinversenkt, darauf der Öltropfen mit einem Deckglase bedeckt, so daß die Pollenkörner vollständig im Öl von Sauerstoff abgeschlossen waren. Wie zu erwarten war, keimten die Körner hier ebensowenig wie im hängenden Öltropfen, neben den kein Wassertropfen gegeben war. Auch Körner, die unter dem Deckglas in größere Luftblasen gerieten, keimten nicht.

Der Pollen von *Petunia* wurde auch auf einer dünnen Schicht Vaseline ausgesät neben einem Wassertropfen; auch hier trieben die Körner lange normale Schläuche. Auf Lanolin, das auch versucht wurde, gelang die Keimung nicht. Auf Glyzerin quollen die Körner stark auf, ohne zu keimen.

Einige mikrochemische Reaktionen ergaben folgendes: Das Narbensekret von Solanaceen wurde auf einem Objektträger abgestreift; es färbte sich mit Rutheniumrot und Methylenblau, färbte sich gelb mit Jodlösungen (Chlorzinkjod, Jodjodkalium), gab also Pektinreaktionen.

Mit Osmiumsäure färbt sich das Sekret braun, zum Teil schwarz, die Färbung wird rückgängig gemacht durch Wasserstoffsuperoxyd; mit Sudan III tritt intensive Rotfärbung ein. Das Sekret löst sich in absolutem Alkohol, ätherischen Ölen (Bergamottöl).

Auf Längsschnitten durch die Narbe erscheint das Sekret wie eine schaumige Masse; es gleicht etwa einer Emulsion. Die Keimung einer Pollenkultur in einer Emulsion von Öl und Wasser blieb erfolglos. Bei Zusatz von Chloralhydrat fließen die einzelnen Tropfen zu größeren Massen zusammen, lösen sich aber nicht darin auf. Nach Tunmann⁴⁹⁾ soll zur Unterscheidung von fetten Ölen einerseits und ätherischen Ölen und Harzen andererseits die Löslichkeit in Chloralhydrat bestimmend sein. Ätherische Öle und Harze lösen sich, während fette Öle in Chloralhydrat unlöslich sind; ebenso sind ätherische Öle und Harze in Alkohol löslich, Harze meist unlöslich.

Auf Papier abgestreift, hinterläßt das Sekret einen bleibenden, durchscheinenden Fettfleck, der sicherste Beweis für die Fettnatur der Narbenfeuchtigkeit, die ja auch durch die angegebenen Reaktionen mit Sudan III und Osmiumsäure und die Unlöslichkeit in Chloralhydrat bestätigt wird.

Wir haben oben gesehen, daß bei sehr vielen Pflanzen die Bestäubung vor sich geht nach Abschneiden der Narbe, auch ohne Narbensekret, wenn nur für genügend Feuchtigkeit gesorgt wird. Die mikrochemischen Reaktionen haben ergeben, daß ein sehr wesentlicher Be-

standteil des Narbensekretes Fett ist, wenn es auch sicherlich nicht aus reinem Fett bestehen wird. Will man der Fettausscheidung eine ökologische Bedeutung beilegen, so mag sie darin liegen, daß das Fett die Aufgabe hat, die Transpiration der Narbe herabzusetzen.

Läßt sich eine Narbensekretion bei den Leguminosen, Campanulaceen, Compositen, Gramineen nicht nachweisen in Form eines schleimigen Überzugs, so wird eine solche sicher vorhanden sein. Diese vollzöge sich derart, daß die Sekrete, in geringsten Mengen ausgeschieden, in ihrer leicht verdunstenden Konsistenz sich im Raum verteilen.

Gärtner streifte die Narbenfeuchtigkeit der *Nicotiana rustica*-paniculata auf reinen Glasplatten ab und ließ sie darauf eintrocknen. Nach 2 Monaten versuchte er sie mit destilliertem Wasser abzuwaschen; „es hatte aber keine Wirkung auf die vertrockneten Flecken gehabt. Alkohol löste die kleinen Flecken der eingetrockneten Narbenflüssigkeit sehr leicht auf.“ Gärtner schloß daraus auf Weichharz „mit einer geringen Beimischung von Schleim“.

„Der klebrige Narbenüberzug der Onagrarien (*Önothera*, *Clarkea*, *Epilobium*, *Fuchsia*) *Malva*, *Lobelia*, *Mimulus*, scheint ebenfalls aus Weichharz zu bestehen mit einem geringeren Anteil von beigemischter wässriger Feuchtigkeit. Eine analoge chemische Beschaffenheit möchte auch die Narbenfeuchtigkeit der Liliaceen, Cruciaten, Cucurbitaceen, *Datura*, *Passiflora* haben, weil sich deren Narben schmierig anfühlen und das Wasser nicht annehmen.“

Die von Koelreuter ausgesprochene ölige Natur der Narbenfeuchtigkeit will Gärtner dahin berichtigen, daß sie „dem Weichharze näherkommt, als dem Öle“.

Die folgenden Untersuchungen der Narbensekrete der verschiedensten Pflanzen ergaben, daß diese Fettnatur des Sekretes weit verbreitet ist. Gellert¹³⁾ weist in den langgestreckten Zellen des Narbenhöhenschleims einiger Orchideen fettes Öl nach als Nährstoff für durchwachsende Pollenschläuche.

Czapek⁵⁾ schlägt für die „schleimige Oberhautdecke aller Teile von Wasserpflanzen“ die Bezeichnung *Mucosa* vor. Chlorzinkjod färbt die mucösen Überzüge allgemein gelb. Das schleimige, fadenziehende Narbensekret von *Hydrocleis* färbte sich gelb mit Chlorzinkjod und wäre demnach auch als mucöser Überzug zu bezeichnen. Mit Sudan III ließ es sich nicht färben, ebensowenig mit einem der anderen sonst angewandten Farbstoffe.

Solanaceen gaben alle die Reaktionen auf Sudan III und Osmiumsäure.

Tabelle
Reaktionen

Pflanze	Sudan III Rotfärbung	Osmiumsäure Braunfärbung
Anthurium	— +	— +
Allium		
Hemerocallis		
Tulipa	—	—
Eichhornia az.	—	—
Crocus		—
Euphorbia		
Lychnis flos jovis		
Mirabilis jalapa		
Cheiranthus	—	—
Matthiola	—	—
Papaver	—	—
Chelidonium	—	+
Dicentra spect.	+	+
Corydalis	+	+
Helianthemum	—	—
Viola tricolor	—	—
Geranium macr.	— +	
Tropaeolum	+	+
Dictamnus		— +
Bergenia	+	+
Ribes	+	+
Saxifraga		—
Prunus mahaleb	—	— +
Chenomeles jap.	—	+
Spiraea	—	— +
Crataegus	—	— +
Lythrum salic.	+	+
Jussieua repens	—	— +
Oenothera	+	+
Epilobium ang.	+	+
Godetia dasycarpa	+	+
Fuchsia	+	+
Cornus	+	— +
Rhododendron	+	+
Erica carnea	+	+
Jasminum nud		+
Polemonium coeruleum	—	— +
Symphytum	—	—
Scutellaria alpina	—	— +
Achimenes hybrida	—	— +
Rehmannia ang.	+	+
Veronica gent.	—	—
Verbascum	+	+
Alonsoa W.	+	+
Antirrhinum	—	—
Torenia Fournieri	—	+
Centrapogon sur.	Sudan-Glyzerin: — +	+
Diervillea	— +	— +

+ = Intensive Färbung.

— = Keine Reaktion.

— + = Schwache Reaktion.

VIII.

auf Fett mit:

100 %iger Alkohol Löslichkeit	Äther Löslichkeit	Chloralhydrat Löslichkeit	
—	—	+	wenig Sekret kein Sekret
	— + +	+ + +	
+	+ +	+ +	
—	+ —	+ + +	
+ — + +	+ — + +	— + — — —	
—	+ — —	+ + +	wenig Sekret
—	—	+ —	
+ +	+ + —	— —	

Bei anderen Familien fielen die Reaktionen unter den einzelnen Vertretern sehr verschieden aus, indem die einen deutlich die Reaktionen auf Sudan III und Osmiumsäure gaben, während andere sich mit Fuchsin und Gentianaviolett intensiv färbten. Molisch gibt diese Reaktion als Nachweis für gummiartige Substanzen an.

Wir können den Untersuchungen nur entnehmen, daß die Narbensekrete sehr verschiedener Natur sind; Fettbestandteile ließen sich häufig nachweisen.

Reaktionen auf Zucker wurden teils mit Fehlingscher Lösung, teils nach den Angaben bei Molisch mit α -Naphthollösung und Schwefelsäure gemacht, hatten aber meist negativen Erfolg.

IV. Pollenbiologische Untersuchungen verschiedener Familien.

Versuche an reizbaren Narben.

Über die Reizbarkeit der weiblichen Organe machte Koelreuter die ersten Beobachtungen an *Martynia annua* und *Bignonia radicans*.

Reizbare Narben finden sich verhältnismäßig sehr selten; bei einigen Acanthaceen, Bignoniaceen, Lentibulariaceen und Scrophulariaceen. Koelreuter deutet diese Eigenschaft der Narbe dahin, daß der Pollen in der geschlossenen Narbe gegen „äußere Zufälle“ gesichert sei und sich auf diese Weise die Befruchtung ungestört vollziehen könne.

Diese wäre von Bedeutung, wenn ohne Narbenschluß die Pollenkeimung nicht oder seltener eintreten würde.

Lloyd³⁰⁾ beobachtet jedoch, daß bei *Diplacus glutinosus* die Narbe sich auch nach der Bestäubung öffnet, um sich nach einigen Stunden zu schließen, offenbar infolge der Einwirkung des Pollens auf die turgeszierenden Zellen. Gärtner hat die Reizbarkeit der Narbe bei *Mimulus* untersucht.

Batalin²⁾ nimmt an, daß bei *Mimulus* der Narbenschluß die Selbstbestäubung verhindere, H. Müller und Miyoshi schließen sich dieser Auffassung an.

Lutz³¹⁾ beweist, daß ein wesentlicher ökologischer Vorteil der Narbe aus ihrer Reizbarkeit nicht erwächst. Der einzige Nutzen dürfte der sein, daß durch die primäre Schließung die Pollenkeimung etwas beschleunigt wird. „Das sekundäre Schließen und der sekundäre Dauer-schluß haben auf das Schlauchwachstum keinen fördernden Einfluß sind vielmehr durch dasselbe bedingt“.

v. Goebel¹⁴⁾ zeigt in seinen Entfaltungsbewegungen, daß die Reizbarkeit dieser Narben damit im Zusammenhang steht, daß sie ihre

Tabelle IX.

Pflanze	Fuchsin	Gentiana- violett	Safranin	Chlor- zinkjod Gelbfärbung
Anthurium	+	+	—	—
Allium				
Hemerocallis				
Tulipa				—
Eichhornia az.				—
Crocus				+
Euphorbia				
Lychnis flos jovis				
Mirabilis jalapa				+
Cheiranthus				— +
Matthiola	+	+	— +	+
Papaver	+	+	—	+
Chelidonium				+
Dicentra spect.				+
Corydalis				+
Helianthemum	+	+	+	+
Viola tricolor	+	+	— +	— +
Geranium macr.	+	+	+	+
Tropaeolum				—
Dictamnus	+	+	+	+
Bergenia				+
Ribes				+
Saxifraga	+	+	—	—
Prunus mahaleb				+
Chaenomeles jap.	+	+	—	
Spiraea				+
Crataegus	+	+	+	— +
Lythrum salic.				+
Jussieua repens				+
Oenothera				+
Epilobium ang.				+
Godetia dasycarpa				+
Fuchsia				
Cornus	+	+		+
Rhododendron				+
Erica carnea				+
Jasminum nud.				+
Polemonium coeruleum . .	+	+	—	— +
Symphytum	+	+	—	— +
Scutellaria alpina		+	+	— +
Achimenes hybrida				+
Rehmannia				+
Veronica gent.				+
Verbascum				+
Alonsoa				+
Antirrhinum				+
Torenia Fournieri				+
Centrapogon sur.				+
Diervillea	+	+	+	+

+ = Intensive Färbung.

— = Keine Reaktion.

— + = Schwache Reaktion.

Entfaltungsbewegung statt wie sonst durch Wachstum, durch stärkere Turgordehnung auf der Oberseite ausführen. Die seismonastische Reizbarkeit, sagt Goebel ist ganz „zufällig“ aufgetreten; ein Nutzen dieser Reizbarkeit ist nie nachgewiesen worden.

Um von Neuem die Frage nach der Bedeutung der Schließbewegung der reizbaren Narben aufzugreifen, wurden an *Torenia Fournieri* und *Mimulus luteus* wiederum Versuche gemacht.

Bedeutete der Narbenschuß nach der Bestäubung tatsächlich einen Schutz des Pollens gegen schädigende äußere Einflüsse, so müßte die Keimung des Pollens unterbleiben oder weniger gut vor sich gehen, sobald die Narbe an der Schließbewegung verhindert wird.

An *Mimulus luteus* wurde eine Narbenhälfte vorsichtig abgeschnitten. Wurde dann die übrigbleibende Hälfte der Narbe bestäubt mit Pollen derselben Art, so rollte sich der Narbenlappen von der Spitze und den Rändern her nach innen ein; der Pollen ist vollständig darin eingewickelt. Die Narbenhälfte sieht welk aus und bleibt in diesem Zustand. Die Pollenkörner keimen nie.

Wird bei *Mimulus* eine Narbenhälfte entfernt, die übrigbleibende nicht bestäubt, so geschieht folgendes:

Durch die Berührung klappen beim Abschneiden der einen Narbenhälfte erst beide Narbenlappen zusammen; die eine, die stehen bleibt, rollt sich von den Rändern her genau wie die bestäubte Narbenhälfte nach innen ein. Dann aber streckt sie sich wieder und bleibt vollständig gerade und frisch. Das Welken und Einrollen der bestäubten Narbenhälfte mag wohl daher rühren, daß der Pollen ihr Wasser entzieht. Es ist bei allen diesen Versuchen gleichgültig, ob der obere oder der untere Narbenlappen entfernt wird; das Ergebnis bleibt immer das gleiche.

Wird die bestäubte Narbenhälfte feucht gehalten durch eine mit Wasser gefüllte Glaskapillare, die aufgesetzt wird, so rollt sich zwar auch hier der Narbenlappen vollständig zusammen, aber einzelne Körner keimten hier jedes Mal.

Es gilt also auch hier wieder, was wir schon oben gesehen haben: der Pollen braucht zur Keimung unbedingt eine gewisse, wenn auch nur ganz geringe Menge Feuchtigkeit.

Entfernt man bei *Mimulus* die ganze Narbe und bestäubt den Querschnitt des Griffels, so tritt eine Keimung der Pollenkörner nur dann ein, wenn der Griffelquerschnitt feucht gehalten wird durch die aufgesetzte Glaskapillare, die mit Wasser gefüllt wurde. Fehlt die

Kapillare und damit die nötige Feuchtigkeit, so bleibt der Pollen trocken und keimt nicht.

Anders verhalten sich die beiden reizbaren Narbenhälften bei Fremdbestäubung. Wird die Narbe von *Mimulus luteus* bestäubt mit dem Pollen von *Mimulus moschatus*, so bleiben die Narbenhälften weit geöffnet; der Pollen keimt nicht auf der fremden Narbe. Ebenso verliefen alle Bastardbestäubungen, die unter verschiedenen *Mimulus*-arten vorgenommen wurden. Ein vorübergehender Schluß der beiden Narbenhälften wird auch durch die Bestäubung mit fremdem Pollen bewirkt. Dies ist jedoch nur ein Schließen auf den Berührungsreiz hin, die Narben öffnen sich später wieder und bleiben offen. Ein dauernder Narbenschluß erfolgt nur nach der Bestäubung mit arteigenem Pollen.

Man könnte annehmen, daß der dauernde Narbenschluß bewirkt wird durch die Pollenschläuche, die in die Narbe eindringen. Die Schläuche können einen Stoff absondern, der das Schließen bewirkt. Mit diesen Ergebnissen stimmen die Untersuchungen von Lutz vollkommen überein.

Dieselben Versuche wurden an *Torenia Fournieri* gemacht und führten zu den gleichen Resultaten. Es ist nach dem Gesagten also die Schließbewegung der Narbe doch wohl eine Einrichtung zum Schutz des Pollens gegen äußere schädliche Einflüsse und gegen rasches Eintrocknen der Körner.

Narbensekret wird nur sehr wenig ausgeschieden.

Die Narbe von *Berberis* wurde untersucht; die Streitfrage ließ sich dahin entscheiden, daß der Rand der Narbenscheibe die eigentliche Narbe darstellt, nicht die Oberfläche der Narbenscheibe. Narbensekret wird nur am Rand der Narbe ausgeschieden; gekeimte Pollenkörner finden sich auch nur dort, nie auf der Oberfläche der Narbenscheibe. Durch Rollen der Narbe auf einem Objektträger wird das Sekret vom Rand der Scheibe abgestreift; es färbt sich mit Sudan III rot, mit Chlorzinkjod gelb, mit Osmiumsäure braun und löst sich in Äther, Alkohol und Chloralhydrat.

Versuche mit Compositenpollen.

Daß gerade der Pollen der Compositen besonders schwer außerhalb der Narbe zur Keimung zu bringen ist, wird überall in der Literatur hervorgehoben. Jost ²²⁾ gelingt es, ihn auf Pergamentpapier, das mit

Rohrzuckerlösung durchtränkt wurde, keimen zu lassen. Walderdorff⁵¹⁾ stellt fest, daß der Compositenpollen durchweg nicht oder schlecht, besonders auf Gelatine keimt, daß aber Önotheranarbenschleim häufig die Keimung begünstigt.

Auf Objektträgerkulturen wurde Compositenpollen auf Solanaceen-Narbensekret ausgesät. Pollen von *Centaurea montana* auf Sekret von *Cestrum elegans* gebracht, ein Wassertropfen daneben gesetzt, keimte nur in ganz seltenen Fällen. Ebensowenig gelang die Keimung bei *Chrysanthemum* und anderen Compositen.

Nachdem, wie oben beschrieben, häufig die günstige Wirkung des Mandelöls auf die Keimung der verschiedensten Pollenarten festgestellt war, wurde Pollen von *Chrysanthemum* in einen Tropfen Mandelöl gebracht und ein Wassertropfen daneben gesetzt. Nach wenigen Stunden schon waren die ersten kurzen Schläuche in großer Zahl zu sehen. Die Pollenschläuche blieben jedoch kurz und platzten nach einigen Tagen fast alle am Ende.

Überführte man die gekeimten Körner in konzentrierte Zuckerlösung, so wuchsen auch hier die Schläuche nicht weiter.

Von ganzen Blütenköpfchen wurde ein Dekokt hergestellt und der Pollen in einem Tropfen davon ausgesät; es trat keine Schlauchbildung ein. Es ist wohl anzunehmen, daß beim Kochen die Stoffe zerstört wurden, die die Keimung anregen müssen.

Wurden die Narben zerdrückt oder zerrieben und darauf der Pollen ausgesät, zur Erhaltung der nötigen Feuchtigkeit ein Tropfen Wasser daneben gesetzt, so keimten auch hier die Körner nicht mit einer einzigen Ausnahme. Auf den zerdrückten Narben keimte der Pollen von *Telekia speciosa*; es wurden zahlreiche, allerdings nur kurze Schläuche gebildet, die aber am Ende nicht platzten.

Narben von *Gaillardia* in der Reibschale zerrieben, eine Spur Mandelöl dazu gemischt und den Pollen darauf ausgesät, bewirkte eine Keimung des Pollens schon nach 2 Stunden. Die Schläuche wurden hier etwa doppelt so lang wie im Mandelöl; es platzten nur vereinzelte am Ende. Auch hier war neben den Kulturtropfen ein Wassertropfen gebracht worden. Im Gegensatz zu anderen Pollenkeimungen werden allem Anscheine nach die Compositenpollen durch aus der Narbe austretende Stoffe zur Keimung angeregt.

(Gramineenpollen, der auch sehr schwer außerhalb der Narbe zum Keimen zu bringen ist, keimte im Mandelöl nicht.

Nach den Angaben von Walderdorff⁵¹⁾ bildet Önotheranarbenschleim für viele Pollenarten ein günstiges Substrat. Es wurden

Bestäubungsversuche an Solanaceen gemacht, um zu prüfen, ob diese Angaben etwa auch auf das Narbensekret der Solanaceen Anwendung finden und wie weit man in der Fremdbestäubung gehen könne.

Cestrum elegans wurde, nachdem reichlich Sekret ausgeschieden war, mit Pollen von *Scopolia* bestäubt. Nach einigen Tagen waren zahlreiche Schläuche in den Griffel eingedrungen. Auf Objektträgerkulturen gelangen folgende Versuche:

Pollen	Sekret	Keimung
<i>Nierembergia fruticosa</i> . . .	<i>Petunia</i>	+
<i>Petunia</i>	<i>Nierembergia fruticosa</i>	+
<i>Nicotiana Langsdorfii</i> . . .	" <i>Petunia</i> "	+
" " " . . .	" <i>Petunia</i> "	+
<i>Salpiglossis</i>	<i>Nierembergia fruticosa</i>	wenig gekeimt
<i>Salpiglossis sinuata</i> . . .	<i>Petunia</i>	+
<i>Scopolia lurida</i>	"	+

Solanaceen untereinander sind also leicht zur Keimung zu bringen. Bei weiterer Fremdbestäubung ergab sich folgendes:

Pollen	Sekret	Keimung
<i>Alonsoa</i>	<i>Petunia</i>	+
<i>Anchusa off.</i>	"	—
<i>Antirrhinum</i>	"	+
<i>Campanula</i>	"	—
<i>Bryonia dioica</i>	"	+

Schläuche und Körner vielfach geplatzt

Nolanaceen und Scrophulariaceen keimen ohne weiteres auf den Narben der Solanaceen. Weiter wurden diese Versuche nicht durchgeführt.

Strasburger⁴⁷⁾ beobachtet bei seinen Versuchen über fremdartige Bestäubungen, daß Pollen auf den Narben von systematisch weit entfernten Pflanzen auskeimen. Tokugawa⁵⁰⁾ berechnet die Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche auf der eigenen und auf der fremden Narbe und stellt fest, daß sie auf der eigenen stets größer ist, als auf der fremden Narbe. Das Wachstum der fremden Pollenschläuche hat seine Grenze; bei vielen Pflanzenarten schrumpfen sie, ehe sie die Eizelle erreichen. Die Gründe für diese Wachstumshemmung zu ermitteln, ist Gegenstand der Arbeit von Tokugawa.

Allein das Auskeimen des Pollens auf einer fremden Narbe könnte für eine verwandtschaftliche Zugehörigkeit nur dann einen Beweis liefern, wenn es sich bei der Keimung des Pollens ausschließlich um chemische Einwirkung des Narbensekretes handelte. Da aber, wie wir gesehen haben, in den allermeisten Fällen günstiger Gehalt an Feuchtigkeit genügt, um den Pollen zur Keimung zu bringen, so ist es leicht ver-

ständig, daß der Pollen auch auf einer fremden Narbe günstige Keimungsbedingungen finden wird; d. h. eben, optimale Feuchtigkeit.

V. Zusammenfassung.

Wo Narbensekret gebildet wird, ist es für die Bestäubung unentbehrlich. Seine wesentliche Bedeutung für die Keimung des Pollens besteht darin, Narbe und Pollen vor dem Austrocknen zu schützen; nicht etwa chemische Reize spezifischer Natur bewirken die Pollenkeimung.

Durch seinen Gehalt an Fett ist das Narbensekret befähigt, die Transpiration herabzusetzen und dem Pollen die zur Keimung nötige Feuchtigkeit zu erhalten.

Einige mikrochemische Untersuchungen des Narbensekretes ergaben:

1. Sehr weit verbreitet positive Reaktionen auf Fett.
2. Positive Reaktionen auf Fuchsin und Gentianaviolett, was nach Molisch⁴¹⁾ auf Gummi schließen läßt.

Die chemische Zusammensetzung der Narbensekrete ist, wie ihre Konsistenz sehr verschieden, doch bei den geringen Mengen, in denen sie zur Verfügung stehen, schwer genau festzustellen.

Die günstigste Zeit der Bestäubung ist dann zu beobachten, wenn am reichlichsten Narbensekret ausgeschieden wurde.

Die Sekretion der Narbenfeuchtigkeit wird befördert durch Belichtung und hohe Temperatur. Sie findet daher reichlicher statt an warmen, sonnigen Tagen, als bei kühlem, regnerischem Wetter oder in der Nacht.

Im dunstgesättigten Raum wird ebenfalls die Sekretion gesteigert.

Wird die Sekretion durch Verdunkelung und niedere Temperatur verhindert, so tritt auf diesen trockenen Narben nach der Bestäubung nie Pollenkeimung ein.

Nach Abschneiden der Narbe gelingt die Bestäubung auf dem Griffelquerschnitt genau so gut, wie auf der Narbe, wenn das Narbensekret auf den Griffelstumpf gebracht wird. Doch genügt häufig schon Feuchthalten des bestäubten Griffelquerschnittes (durch eine mit Wasser gefüllte Glaskapillare), um normale Pollenkeimung zu erzielen.

Fehlt das Narbensekret oder die nötige Feuchtigkeit, so gelingen Bestäubungen auf dem Griffel nie.

Erfolgreiche Bestäubung gelingt nur innerhalb gewisser Temperatur- und Feuchtigkeitsgrenzen.

Die Angaben Koelreuters, (vorläufige Nachricht II, S. 92) bezüglich der Bedeckung der Narbe mit Mandelöl, wurden nachgeprüft mit denselben Ergebnissen.

Der Pollen vieler Pflanzen keimt ungehindert auf der Narbe im Mandelöl.

Auf Objektträgerkulturen war der Pollen aller Pflanzen nur dann im Mandelöl zur Keimung zu bringen, wenn ein Wassertropfen neben den Öltropfen gebracht wurde. Wie die Körner, die im Öltropfen vollständig eingeschlossen waren, die nötige Feuchtigkeit trotzdem aus dem Wassertropfen aufnahmen, ist schwer zu erklären. Wurde kein Wassertropfen zugegeben, so keimte der Pollen nie.

Auch der Pollen einiger Compositen, der sonst sehr schwer zur Keimung zu bringen ist, keimte im Mandelöl. Doch blieben die Pollenschläuche kurz und platzten bald am Ende. Besser als in Mandelöl allein gelang die Keimung, wenn die Narbe zerrieben und eine Spur davon dem Mandelöl beigemischt wurde. Durch diese Eigenschaft unterscheidet sich der Compositenpollen von den anderen untersuchten.

Die Schließbewegung der reizbaren Narben von *Mimulus*, *Torenia* usw. verhindert wohl das Austrocknen der Pollenkörner. Wird nur einer der beiden Narbenlappen bestäubt, so keimt der Pollen nur, wenn er feucht gehalten wird, durch eine mit Wasser gefüllte Glaskapillare. Sonst vertrocknet der bestäubte Narbenlappen, der Pollen keimt nie.

Dauernder Narbenschuß erfolgt nur nach Bestäubung mit art-eigenem Pollen. Fremder Pollen keimt nie auf den reizbaren Narben; es erfolgt nach Bestäubung mit fremdem Pollen nur vorübergehender Schluß der Narbe; nach einiger Zeit öffnet sie sich wieder und bleibt offen.

Herrn Geheimrat v. Goebel, meinem hochverehrten Lehrer, danke ich herzlich für die reiche Anregung und den freundlichen Rat, den er mir jederzeit bei meiner Arbeit zuteil werden ließ.

Herrn Professor Sierp möchte ich auch aufrichtig danken für die lebhafte Anteilnahme und die Leitung der Arbeit während Geheimrat v. Goebels Aufenthalt auf Java.

Literatur.

- 1) Bach, Zur Pollenbiologie von Raps und Rüben. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, V, S. 337—345.
- 2) Batalin, Beobachtungen über die Bestäubung einiger Pflanzen. Botanische Zeitung 1870, XXVIII, S. 53—55.
- 3) Behrens, W. J., Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe einiger Pflanzenarten. Diss. Göttingen 1875.
- 4) Bobilioff-Pleißer, W., Zur Physiologie des Pollens. Beihefte zum Botan. Zentralbl. 1917, I, XXXIV, S. 459—492.
- 5) Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. Jena 1913.
- 6) Elfving, F., Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1879, Bd. XIII, S. 1.
- 7) Endlicher, St., Grundzüge einer neuen Theorie der Pflanzenerzeugung. Wien 1838.
- 8) Fitting, H., Beeinflussung der Orchideenblüte durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Zeitschr. f. Botanik 1909, Bd. I, S. 1—86.
- 9) Ders., Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten. Pringsheim 1911, S. 187—262.
- 10) Fritzsche, J., Beiträge zur Kenntnis des Pollen. Berlin 1832.
- 11) Ders., Über den Pollen. Kaiserl. Akad. d. Wiss., St. Petersburg 1837.
- 12) Gärtner, C. F., Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse usw. Stuttgart 1844.
- 13) Gellert, M., Anatomische Studien über den Bau der Orchideenblüte. Dahlem b. Berlin 1923, Verlag des Repertoriums.
- 14) v. Goebel, K., Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. 2. Aufl. Jena 1924.
- 15) Guéguen, Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames. Journ. de Botanique 1902, Année XV. Thèse 1901.
- 16) Haböck-v. Kink, M., Beiträge zur Kenntnis der Ombrophilie und Ombrophobie der Pflanzen. Österr. Botan. Zeitschr., LX, S. 187—198 u. 230—235.
- 17) Hallermeier, M., Ist das Hangen der Blüten eine Schutzvorrichtung? Flora 1922, S. 75—101.
- 18) Hansgirg, A., Blütenombrophobie. Sitzungsber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. 1896.
- 19) Ders., Regenscheue Blüten. Österr. Botan. Zeitschr. 1896, S. 357.
- 20) Ders., Beiträge zur Biologie und Morphologie des Pollens. Sitzungsber. d. böhm. Ges. d. Wiss. math.-nat. Kl. Prag 1897.
- 21) Jost, L., Selbststerilität einzelner Blüten. Botan. Zeitung 1907, I. Abteil., S. 77—117.
- 22) Ders., Physiologie des Pollens. Ber. d. deutsch. botan. Ges. 1905, S. 504—515.
- 23) Kinzel, W., Über den Einfluß des Lichtes auf den Erfolg der Befruchtung. Naturw. Zeitschr. f. Land- und Forstwiss., III. Jahrg., H. 3, S. 120—124.
- 24) v. Kirchner, O., Blumen und Insekten. 1911.
- 25) Koelreuter, J. G., Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Fortsetzung 3, Leipzig 1766.
- 26) Lidforß, B., Zur Biologie des Pollens. Pringsheim 1896, S. 1—36.
- 27) Ders., Über den Chemotropismus der Pollenschläuche. Ber. d. deutsch. botan. Ges. 1899, S. 236—242.

- 28) Ders., Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens. Pringsheim 1899, S. 232—308.
 - 29) Ders., Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche. Zeitschr. f. Botanik 1909, I, S. 443—496.
 - 30) Lloyd, I. E., Certain phases of the behavior of the stigmalips in *Diplacus glutinosus* Nuce. The plant world 1911, Vol. XIV, p. 257—267.
 - 31) Lutz, C., Untersuchungen über reizbare Narben. Zeitschr. f. Botanik 1911, III, S. 289—348.
 - 32) Mangin, L., Recherches sur le pollen. Bulletin de la Société botanique de France 1886, p. 337—342 u. p. 512—517.
 - 33) Medicus, F. K., Pflanzenbiologische Abhandlungen, Leipzig 1803.
 - 34) Ders., Von der Neigung der Pflanzen sich zu begatten.
 - 35) Meyen, F. J. F., Noch einige Worte über den Befruchtungsakt und die Polyembryonie bei den höheren Pflanzen. Berlin 1840.
 - 36) Miyoshi, M., Über Reizbewegungen der Pollenschläuche. Flora 1894, S. 76 bis 93.
 - 37) v. Mohl, H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie I. Bern 1834.
 - 38) Ders., Über den Bau und die Formen der Pollenkörner. 1834.
 - 39) Molisch, H., Zur Physiologie des Pollens mit besonderer Rücksicht auf die chemotropischen Bewegungen der Pollenschläuche. Kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien 1893.
 - 40) Ders., Über die Ursache der Wachstumsrichtungen bei Pollenschläuchen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. math.-nat. Kl. I. Januar 1889.
 - 41) Ders., Mikrochemie der Pflanzen. Jena 1913.
 - 42) v. Portheim, L. u. Löwi, E., Untersuchungen über die Entwicklungsfähigkeit der Pollenkörner in verschiedenen Medien. Österr. Botan. Zeitschr. 1909, LIX, 4, S. 134—142.
 - 43) Pfeffer, W., Über chemotaktische Bewegungen. Untersuchungen a. d. Botan. Institut Tübingen 1888, Bd. II.
 - 44) Pfundt, M., Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blütenstaubes. Pringsheim 1910, S. 1.
 - 45) Rittinghaus, F., Über die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen äußere Einflüsse. Bonn 1887.
 - 46) Steinbrink, C., Das Verhalten ausgetrockneter und wiederbenetzter Antheren im Vakuum. Ber. d. deutsch. botan. Ges., XXXII, S. 367—372.
 - 47) Strasburger, E., Über fremdartige Bestäubung. Pringsheim 1886.
 - 48) Tischler, G., Pollenbiologische Studien. Zeitschr. f. Botanik 1917, Bd. IX, S. 417—488.
 - 49) Tunmann, O., Pflanzenmikrochemie. Berlin 1913.
 - 50) Togukawa, Y., Zur Physiologie des Pollens. Journ. Coll. Sc. imp. Univ. Tokyo 1914, XXXV.
 - 51) Walderdorff, M., Über Kultur von Pollenschläuchen und Pilzmyzelien auf festem Substrat bei verschiedener Luftfeuchtigkeit. Botan. Archiv 1924, Bd. VI, H. 1—3, S. 84—110.
-

International Congress of Plant Sciences (Fourth International Botanical Congress).

Investigators and teachers in the plant sciences, representing all aspects of botany, plant chemistry, plant pathology, and bacteriology, agronomy, horticulture, and forestry are invited to attend the International Congress of Plant Sciences to be held at Ithaca, August 16—23, 1926. This invitation is extended to all countries of the world.

This Congress is scheduled to follow the usual academic sessions abroad, also the short summer session of the various universities and colleges in the United States. It is believed to offer the first opportunity ever arranged in the United States for a general conference of all those professionally engaged in plant work. It possesses the additional compelling interest accruing from unrestricted international representation.

In order that a part of the program may be representative of outstanding leadership, the Congress will be divided into about one dozen sections, each section with an invitation program occupying about four morning sessions or a little more than one-fourth of the available time. These formal programs will be supplemented by another feature that promises also to be of exceptional interest. Ample time will be set apart for round table or informal discussions, which in some cases may be scheduled in advance, and in others may be arranged both as to topics and participation after the Congress actually convenes. This is intended to provide for the widest participation in sectional activities. Supplementary opportunities for individual contact and participation are made possible through the noncommercial exhibits and through the provision for excursions and inspection tours of various types suited to the diverse needs of the different sections.

Although the Congress is not to provide an occasion for legislation on regulatory matters of international significance (such as nomenclatorial rules) the organizing committee has expressly provided that „adequate opportunity shall be accorded all sections for the discussion of regulatory recommendations of international significance“, in order that a better understanding may be reached for definite action at a subsequent international congress.

The sections thus far authorized are the secretaries representing these groups are as follows:

Agronomy — R. G. Wiggans, Cornell University, Ithaca, N. Y.

Bacteriology — J. M. Shermann, Cornell University, Ithaca, N. Y.

Cytology — L. W. Sharp, Cornell University, Ithaca, N. Y.

Morphology, Histology and Paleobotany — D. S. Johnson, Johns Hopkins University, Baltimore, Md.

Ecology — H. L. Shantz, Bureau of Plant Industry, Washington, D. C.

Horticulture — A. J. Heinicke, Cornell University, Ithaca, N. Y.

Physiology — O. F. Curtis, Cornell University, Ithaca, N. Y.

Pathology — Donald Reddick, Cornell University, Ithaca, N. Y.

Pharmacognosy and Pharmaceutical Botany — H. W. Youngken, Massachusetts Col. of Pharmacy, Boston.

Taxonomy — K. M. Wiegand, Cornell University, Ithaca, N. Y.

Forestry — R. S. Hosmer, Cornell University, Ithaca, N. Y.

Genetics — C. E. Allen, University of Wisconsin, Madison, Wis.

Mycology — H. M. Fitzpatrick, Cornell University, Ithaca, N. Y.

Communications regarding the Congress should be addressed as indicated below:

1. Concerning round tables and other strictly sectional matters — to the appropriate sectional secretary.

2. Concerning exhibits and general program matters — L. W. Sharp, Cornell University, Ithaca, N. Y.

3. Concerning excursions, collecting trips, inspection tours, local arrangements, transportation, etc. — H. H. Whetzel, Cornell University, Ithaca, N. Y.

4. Concerning the Congress in general — B. M. Duggar, Missouri Botanical Garden, St. Louis, Mo.

Zur Kenntnis der Entfaltungszellen monokotyler Blätter.

Von Leokadia Löw.

Mit 89 Figuren im Text.

1870 wies Duval-Jouve in seiner Arbeit „Étude anatomique de quelques Graminées et en particulier des Agropyrum de l'Hérault“ wohl zum erstenmal in der Literatur auf eine besondere Art von in longitudinalen Reihen auf der Oberseite der Gräser angeordneten Epidermiszellen hin. Ihre seltsam aufgeblasene Form bestimmte ihn, ihnen den Namen *cellules bulliformes* beizulegen, nicht imstande, wie er selbst sagte, „à leur en donner un tiré de leur fonction“.

In seiner 1874 erschienenen Entwicklungsgeschichte der Cyperaceen Frankreichs deutet er kurz auf das Vorhandensein der in Rede stehenden Zellen auch innerhalb dieser Familie hin. Nachdem ihm bei Untersuchungen von Juncaceen jene Zellenart ebenfalls aufgefallen war, unterzog er sie einer eingehenden Betrachtung, deren Ergebnisse er in seiner „Histotaxie des Feuilles de Graminées“ niederlegte. War ihm fünf Jahre vorher das Wesen der „*cellules bulliformes*“ noch fremd gewesen, so konnte er sich nun, nachdem er Beziehungen zu Knospenlage und zu Bewegungen der Grasblätter aufdeckte, ruhig eingestehen: „aujourd'hui je suis un peu plus avancé; et si je ne puis encore déterminer rigoureusement comment fonctionnent ces cellules, j'ai du moins constaté quelques faits qui paraissent en rapport avec leur mode de distribution à la surface des feuilles.“

Die noch unbekannte Anteilnahme jener Zellen an der Mechanik der periodischen Bewegungen der Gramineenspreiten klarzulegen, stellte sich späterhin Tschirch zur Aufgabe. Entgegen Duval-Jouve, der mehr dazu neigte, die Turgeszenzänderungen in den „*cellules bulliformes*“ als aktives, das Öffnen und Schließen der Blätter auslösendes Moment zu betrachten, kommt Tschirch zu dem Ergebnis, daß als Ursache teils Membranquellung der inneren Schichten des Bastringes teils Turgorschwankungen der „*bandes bulliformes*“ neben denen des grünen Gewebes,

teils der Turgor des letzteren allein vorliegen. Er spricht Duval-Jouves „cellules bulliformes“ nur eine passive Anteilnahme an der Bewegung zu, insofern sie diese durch ihre leichte Nachgiebigkeit erleichtern, und prägt so den Namen „Gelenkzellen“, bzw. „Gelenkpolster“, nicht nur um ihrer Funktion willen, sondern weil gegen Duval-Jouves Bezeichnung eine große Anzahl von nicht blasenförmigen Formen spricht.

Kerner von Marilaun kommt in seinem „Pflanzenleben“ zu der Überlegung: „Entweder beruht der Vorgang, ähnlich wie beim Öffnen und Schließen der Rose von Jericho, auf Hygroskopizität oder aber, wie bei den Mimosen, auf Änderung im Turgor bestimmter Zellgruppen.“ Da jedoch, schließt er weiter, „ein zusammengefaltetes Blatt des Berggrases oder Schwingelgrases, das man abgeschnitten und getrocknet hat, sich nicht mehr öffnet, auch wenn dasselbe längere Zeit hindurch befeuchtet wird, dürfte die erstere Erklärungsweise, wenigstens für die Mehrzahl der Fälle, auch nicht zutreffen.“ (Vgl. hierzu Goebel, Entfaltungsbewegungen II, S. 138, Anm. 1.)

Nach Kerners Ansicht kommt als wirkender Faktor die „Änderung in der Turgeszenz derjenigen Zellgruppen, welche zwischen den tiefsten Punkten der Rinne und der Rückseite des Blattes liegen“, in Betracht. Nur bei Spreiten mit ein oder mehreren Lagen dickwandiger Zellen an der Unterseite schreibt er, vermutlich in Anlehnung an Tschirchs Untersuchungen, noch der Quellung der inneren Teile des Bastringes Bedeutung zu.

Eine gänzlich neue Erklärung gibt Steinbrinck in seiner Kohäsionstheorie: Kohäsionsverkürzung oder Schrumpfung, bzw. nachträgliche elastische Entfaltung oder Schwellung der Gelenkzellen und des Chlorophyllgewebes bewirken aktiv die mäßigen Krümmungen des ganzen Blattquerschnittes, wie wahrscheinlich „diesen letztgenannten Geweben am lebenden Blatt überhaupt in den ersten Stadien der Trockenkrümmung die Hauptrolle“ zuerkannt werden müsse.

„Aber auch der Kohäsionszug in den Gelenkzellen spielt“, wie sich Goebel hierzu äußert, „bei der Schließbewegung eine doch nur untergeordnete Rolle.“ Goebel weist darauf hin, daß die Bewegung „auch bei mechanischer Entfernung der Gelenkzellen, nicht nur bei ihrer Abtötung erfolgt“, und daß ein Schließen der Blattfläche selbst dann eintritt, wenn diese längere Zeit in Alkohol gelegen hat, dessen Kohäsion aber nicht in Betracht kommt, „da er, ehe die Schließbewegung einsetzt, schon verdunstet ist.“ Goebel konnte an Hand zahlreicher Untersuchungen feststellen, „daß die Gelenkpolster sich dem Verschlusse des Blattes zunächst entgegensetzen und, daß dieser zustande kommt,

nicht durch die Veränderungen in den Gelenkzellen selbst — diese können die Bewegung nur erleichtern —, sondern durch die Schrumpfungserrscheinungen in den unter dem Gelenke vorhandenen Zellen.“ Was die xerophilen Gräser anbelangt, so schließt sich der genannte Forscher Tschirchs Auffassung an.

Neben der Funktion, die die Gelenkzellen bei ausgewachsenen Blättern haben, beleuchtet Goebel auch die, welche ihnen bei Entfaltung der Spreiten zukommt. Seit Duval-Jouve wurde dieses Moment nicht, oder doch in wenig zutreffender Weise betont. Man begnügte sich meist mit der Feststellung des Vorhandenseins der Gelenkzellen oder betrachtete sie höchstens noch unter dem Gesichtspunkte der Anpassungsercheinung, was naturgemäß zu einer Vernachlässigung der hygrophilen Gräser gegenüber den in den Vordergrund getretenen xerophilen führen mußte.

Vielleicht ist diese teleologische Einstellung auch mit ein Grund, warum man sich bis jetzt, abgesehen von einem ganz kurzen Hinweis Hegi's und dann bezüglich der Palmenblätter der Betrachtungen von Goebel, Eichler, Naumann, Rudolph und Koop, noch nicht die Frage stellte, ob jene Entfaltungszellen eine auf die Familie der Gramineen beschränkte Einrichtung oder, ob ihre Verbreitung im monokotylen Pflanzenreich eine weitere sei.

Eingehende Untersuchungen konnten feststellen, daß bei allen monokotylen Ordnungen, ausgenommen bei der Gruppe der Helobiae, sich Vertreter finden, die die Ausbreitung ihrer in der Knospenlage gefalteten oder gerollten Spreite nicht unter Anteilnahme aller oder doch der meisten Zellen bewirken, sondern daß typische Entfaltungszellen ausgebildet sind, d. h. solche Zellen, die in der Knospenlage gegenüber den übrigen im Wachstum äußerst zurückbleiben und zu einem späteren Zeitpunkte durch ihre auffallende Vergrößerung das Entfalten der Blattflächen bedingen. Die Funktion dieser Zellen verlangt selbstverständlich ihre ununterbrochene Anordnung in longitudinaler Richtung, ein Umstand, der schon ohne weitere Untersuchung die großen, blasenförmigen, nur gruppenweise in der Rinne mancher Blätter angeordneten Zellen, z. B. bei *Sporobolus arenarius* und *Aeluropus littoralis*, als keine Entfaltungszellen dogmatisiert, wie sie mancherorts als solche angesprochen wurden.

I. Glumiflorae.

Gramineae.

Was die Gramineen anbetrifft, so hat Duval-Jouve bereits eine Übersicht über die Verteilung der „bandes bulliformes“ gegeben.

Um einen Vergleich mit den übrigen Pflanzengruppen zu ermöglichen, sei sie kurz angeführt. Er unterscheidet:

Bandes bulliformes

I. nur auf der Oberseite, und zwar

1. ein Band über dem Blattkiel:

- a) ein einziges Band über dem Blattkiel,
- b) ein Band median und einige seitlich,

2. kein Band über dem Blattkiel:

- c) ein einziges Band zu jeder Seite der medianen Linie,
- d) ein Band zu jeder Seite der medianen Linie und einige kleine gegen die Ränder,
- e) ein Band zwischen allen Leitbündeln, niemals über einem Leitbündel,
- f) Bänder zwischen den primären, aber über den tertiären Leitbündeln;

II. auf beiden Seiten des Blattes

- g) unabhängig von den Bändern der Oberseite, auf der Unterseite je ein Band rechts und links vom Blattkiel,
- h) gegenüberliegende Bänder,
- i) alternierende Bänder.

Es ist klar, daß Blätter mit einem medianen Band von Gelenkzellen oder je einem Band zu beiden Seiten der medianen Linie der einfach gefalteten Knospenlage entsprechen. Auf gerollte Knospenlage weisen die Fälle 2e und 2f hin: zahlreiche, über die Blattfläche verteilte gleichsinnige Faltungen ergeben die Rollung. Typ. 1b und 2d sprechen nicht unbedingt für Einrollung der jungen Blätter; sie können ebensogut mit konvolutiv-duplikativem Modus zusammenhängen. Vertreter der Gruppe II zeigen meist auch gemischten Modus, kombinierte Faltungen, bzw. Fältelungen.

Der gerollten und einfach gefalteten Knospenlage entspricht es, daß die Entfaltungszellen sich ausschließlich oder doch in der Hauptsache auf der Innen-, d. h. der Oberseite der Blätter befinden. Diese ist beim unentfalteten Blatt die entschieden kürzere. Damit eine flache Ausbreitung der Lamina zustande kommt, muß eine Vergrößerung der Innenseite eintreten bis das Breitenmaß der Ober- dem der Unterseite gleichkommt.

Nach allgemeinen mechanischen Überlegungen sind hier, soweit die Unterseite unverändert bleibt, in der Hauptsache die folgenden Fälle möglich:

1. Die Oberseite wächst am bedeutendsten, gegen die Unterseite zu herrscht proportional abgestuftes Wachstum.
2. Der obere Teil des Blattes wächst bis zur Geradestreckung, der untere gleicht sich passiv durch Dehnung, bzw. Pressung an. Als Sonderfall kann hierbei eine sich nicht verändernde, neutrale Zone in der Blattdicke bestehen, die mit dem geometrischen Ort der Schwerpunkte aller longitudinalen Flächen identisch ist.

Beide Fälle können nun so variiert werden, daß sich nicht alle Zellen der Blattdicke, in Fall 2 der Oberseite, am Wachstumsvorgange beteiligen. Ein oder mehrere besonders geeignete Stellen vermögen durch entsprechende Größenzunahme, eingetriebenen Keilen gleich, eine Ausbreitung der Blattfläche zu bewirken, während die dazwischen gelegenen Partien vollkommen unverändert bleiben.

In dieser Weise modifiziert, kommen beide Arten der Entfaltung bei Gramineenblättern tatsächlich vor, weitaus am häufigsten die erste, die zweite, die für andere Pflanzenfamilien geradezu typisch ist, hier nur ganz selten. Es geht dies schon aus der Ausbildungsweise der Entfaltungszellen, bzw. der Entfaltungszellpolster hervor: sie nehmen an den Stellen, an denen sie sich befinden, den überwiegenden Teil der Blattdicke ein (vgl. Goebel, Entfaltungsbewegungen II, S. 131, Fig. 61), so daß sie durch ihr Wachstum allein die Bewegung derart regulieren können, daß jede Zerrung und jeglicher Druck vermieden wird. Bei Blättern, die keine vollständig flache Ausbildung zeigen, können Entfaltungsgewebe von entsprechend geringerer Tiefe eine ähnliche Wirkung erzielen.

Wenn auch die Gelenkzellen bei tief gefurchten, tief gefalteten und juncaceenförmigen Blättern ziemlich rudimentär sind, so zeigen die Gramineen im Durchschnitt solche von ansehnlicher Dimension, besonders Blätter, die keine Polster besitzen und bei denen einem einzelnen Band nur wenige Zellen angehören. Ihre Größe steht, worauf schon Duval-Jouve hinwies, stets in umgekehrtem Verhältnis zu ihrer Anzahl. Der Tiefendurchmesser ist größer als der der Breite, und diese stets ein Mehrfaches der Höhe. Die Entfaltungszellen sind durchwegs kürzer als die benachbarten Epidermiszellen und so treten ihre leicht gewellten Bänder, die frei von Spaltöffnungen sind, auch auf Flächenschnitten deutlich hervor. Die Außenwand der Gelenkzellen ist oft erheblich dicker als die der gewöhnlichen Epidermiszellen oder gar als die Seitenmembranen.

Alle Wandungen der Entfaltungszellen haben ein hyalines Aussehen, ein besonders starkes Lichtbrechungsvermögen, sind nie verkieselt und verhalten sich gegen Reagentien wie Zellulose. Mit Chlorzinkjod, Jodschwefelsäure, Jodjodkalium und konzentrierter Phosphorsäure, auch mit Chlorcalciumjodlösung behandelt, heben sie sich deutlich vom übrigen Gewebe ab. Tschirch konnte besonders auffallende Färbungsdifferenzen durch Kalilauge und durch Fuchsinlösung mit nachfolgendem Auswaschen in Alkohol und Einwirken von Glyzerin erzielen.

Auch zeigen diese Membranen ein von den übrigen Wandungen verschiedenes Quellungsvermögen, worauf ebenfalls Tschirch schon aufmerksam machte. Es ist nicht besonders groß, bei Behandlung mit Schwefelsäure immerhin deutlich. Die Entfaltungszellen quellen sehr rasch und lösen sich vor dem übrigen Gewebe auf. Bedeutend geringer, aber noch wahrnehmbar, vor allem bei der Außenmembran, ist die Quellung von Alkoholpräparaten in Wasser. An ausgetrockneten und wieder befeuchteten Schnitten glaubte Duval-Jouve, „ohne es“, wie er schreibt, „genügend exakt beurteilen zu können“, einen Dickenunterschied der betreffenden Membranen wahrzunehmen. Jedenfalls ist er in den meisten Fällen so minimal, daß ihm dann, wie aus oben erwähnten Untersuchungen hervorgeht, kaum eine praktische Bedeutung zukommt.

Eine Inhaltsquellung der Entfaltungszellen konnte in keinem Falle nachgewiesen werden. Die Zellen besitzen neben meist körnerreichem Plasma gewöhnlich nur Zellsaft; niemals konnten Schleime festgestellt werden, ein Ergebnis, das sich mit dem von Duval-Jouve, von Tschirch und von Goebel deckt. Eckmann gibt für die Blattflächengelenke einzelner Gräser Gerbstoff an. So fand er ihn bei *Zea Mays*, und zwar nicht bei jüngeren Blättern, sondern bei solchen mittleren oder älteren Stadiums, bei den letzten in geringerer Menge. Bei *Saccharum officinarum* stellte er Gerbstoff auch bei Blättern jüngsten Stadiums fest und hier in beträchtlicherer Menge als bei älteren Exemplaren. Bei *Imperata sacchariflora* konnte Eckmann diese Phenolderivate ebenfalls in verschieden alten Blattspreiten nachweisen. Er kommt zu dem Ergebnis, daß die Gerbstoffmenge der Gelenkzellen ihr Maximum im mittleren und ihr Minimum im jüngsten Stadium hat und daß sie innerhalb eines Blattes von den Rändern gegen die Mitte zu abnimmt.

Tatsächlich wird in den Gelenkzellen der Gräser Gerbstoff in Tröpfchen-, wie in Körnchenform abgelagert, so bei *Uniola latifolia*, *Miscanthus saccharifera*. In letztem Falle zeigt sich, vor allem bei Behandlung mit Jod oder Eisenchlorid deutlich, daß nur der der Epidermis

angehörnde Teil des Entfaltungsgewebes gerbstoffführend, der aus dem Parenchym hervorgehende es nicht ist.

Doch darf der Besitz an Gerbstoff nicht als konstante Eigenschaft der Gelenkzellen angesehen werden. Diese Verbindungen pflegen erst gegen Ende der Vegetationsperiode, und da nicht bei allen Blättern aufzutreten.

Schon dieser Grund, dann aber auch der Umstand, daß die ältesten Blätter, die in der Regel die größte Gerbstoffmenge aufweisen, die geringste Bewegungsfähigkeit besitzen, machen es unwahrscheinlich, daß dieser Zellinhalt infolge seines Quellungsvermögens bei der Trockenbewegung eine Rolle spielt.

Cyperaceae.

Die Blätter der Cyperaceen sind meist ziemlich flach, mit einer mehr oder minder tiefen Längsfurche versehen, zum Teil mit nach außen geknickten Rändern, wie *Cyperus rotundus*, *Cyperus longus* und *Cyperus badius*. Relativ selten sind hohlkehlen- oder gar borstenförmige Blätter. Während bei den beiden letzten die Entfaltungszellen sehr, manchmal gänzlich reduziert sind, zeigen sie sich bei den flachen Blättern in der Regel gut ausgebildet und können in extremen Fällen nach Rikli drei Viertel bis vier Fünftel der Blattdicke einnehmen. Sie finden sich hier vorwiegend, der gefalteten Knospenlage entsprechend, als ansehnliche Bänder in der Längslinie, ähnlich *Dactylis glomerata* (Fig. 1) oder *Andropogon squarrosus* unter den Gramineen. Häufig setzt sich die ganze Oberseite, was bei keinem Grasblatt der Fall ist, nur aus jenen Zellen zusammen, die an der Faltstelle dann beträchtliche Dimensionen erreichen.



Fig. 1. *Dactylis glomerata*. Querschnitt durch den medianen Teil eines entfalteten Blattes. Vergr. 20:1.

Doch kann nicht ohne weiteres mit Duval-Jouve jeder großzellig ausgebildeten Epidermis in ihrer Gesamtheit Bedeutung für die Entfaltung zugeschrieben werden. Wenn auch für *Cyperus rotundus*, *Cyperus fuscus* u. a. dies nicht in Frage gestellt wird, so erscheint es zum mindesten für andere Arten, wie *Cyperus badius* oder *Cyperus longus* zweifelhaft.

Eingehende Messungen konnten z. B. bei *Cyperus badius* (Fig. 2) feststellen, daß die Epidermiszellen zwischen lateralem Knick und Rand bei der Entfaltung absolut keine Rolle spielen, daß sie, wie die aus ihnen durch perikline Teilungen entstehenden, ebenfalls chlorophyllfreien Zellen lediglich zur Wasserspeicherung dienen.

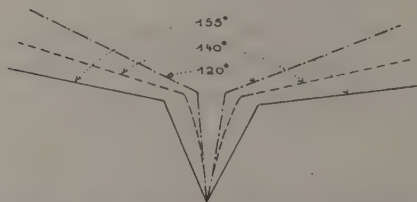
Die etwas von der Umbiegungsstelle entfernt, gegen die Mitte zu gelegenen Epidermiszellen — der Winkel des lateralen Knickes bleibt unverändert — leiten durch ihre Vergrößerung die Entfaltung ein. Langsam wölbt sich, gegen den Innenknick fortschreitend, Zelle nach Zelle konvex vor, so daß ein Öffnen der Falte resultiert, das schließlich noch durch besonders starkes Wachstum der median gelegenen Epidermiszellen gefördert wird.

Beträgt, wie durchschnittlich auf mittlerer Blatthöhe, der Faltwinkel 10° und der laterale Knick 125° , so ergibt sich eine ursprüngliche Öffnungsweite der Spreite von 120° . Durch Vergrößerung der erwähnten seitlichen Epidermiszellen unter entsprechender Beteiligung der darunterliegenden Schicht, bleibt zwar der Innenwinkel von 10° ungefähr erhalten, auch der laterale Knick, wohl infolge der an dieser Stelle besonders hervortretenden mechanischen Elemente, aber der Gesamtwinkel erweitert sich auf etwa 135° bis 140° .

Fig. 2. *Cyperus badius*. Querschnitt durch ein noch unentfaltetes Blatt. Vergr. 15:1.



Fast gleichzeitig mit diesem Vorgang erfolgt die Vergrößerung der medianen Epidermiszellen. Durch Erhöhung ihres Gesamtquerschnittes von 88 Einheiten im Mittel auf 149 erfährt der Innenwinkel eine Zunahme um annähernd 17° , wodurch der Gesamtwinkel 152° bis 157° erreicht. Zieht man das Tiefenwachstum der



Öffnen des Blattes von *Cyperus badius*.

medianen Zellen als korrigierenden Faktor mit in Betracht, so ergibt sich, daß der effektive Winkel noch um etliche Grade mehr betragen muß.

Das Wachstum der direkt in der Mitte liegenden Zellen in die Quere bewirkt daneben auch, daß mit fortschreitender Entfaltung die Spitze des Winkels mehr und mehr schwindet und zwischen den beiden Schenkeln ein flaches Verbindungsstück entsteht, das im Laufe der Entwicklung an Breite gewinnt und die Rinne ganz ansehnlich erscheinen läßt.

Entfernt oder tötet man bei noch gefalteten Blättern die in der Medianen gelegenen Epidermiszellen, so ergibt sich bei der Entfaltung ein weit geringerer Öffnungswinkel (125° bis 128°), verletzt man die

zwischen diesen Zellen und der Umbiegung sich befindenden Epidermiszellen, so resultiert ebenfalls eine, wenn auch nicht in jenem Maße, kleinere Öffnungsweite (133° bis 135°).

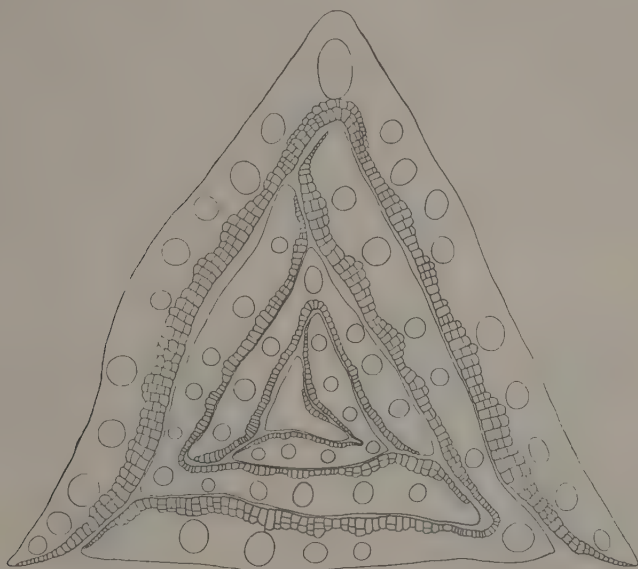


Fig. 3. *Cyperus natalensis*. Querschnitt durch eine Blattknospe. Vergr. 115:1.

Etwas andere Verhältnisse finden sich bei der Blattentfaltung von *Cyperus natalensis* und *Cyperus esculentes*. Hier fungieren als Entfaltungszellen nur die gerade in der Medianen liegenden Epidermiszellen. Die Blätter zeigen zwar in der Mitte der Laminahälften eine konvexe

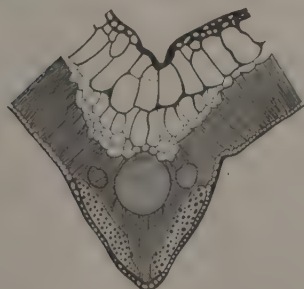


Fig 4.

Fig. 4. *Cyperus natalensis*. Querschnitt durch das untere Viertel der Blatthöhe. Vergr. 48:1.

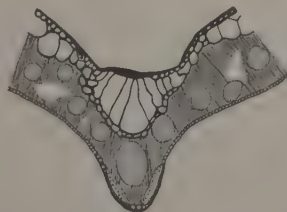


Fig. 5.

Fig. 5. *Cyperus natalensis*. Querschnitt durch den obersten Teil eines entfalteten Blattes. Vergr. 48:1.

Wölbung der Oberseite infolge besonders starker Entwicklung des Wassergewebes, aber es ist dies eine Eigenschaft, die dem Blatte schon mehr oder minder in der Knospenlage zukommt. Die Epidermis der Oberseite teilt sich (Fig. 3), von der Abschrägung des Randes an beginnend und gegen die Mitte fortschreitend, antiklin. Die Zellen wachsen sehr rasch in die Tiefe, besonders da, wo sie sich über den großen Leitbündeln befinden, und teilen sich dann, ebenfalls gegen die Mitte fortschreitend, wiederholt periklin. Das Meristem für die entstehenden Schichten ist die jeweils äußere Zelllage, die Teilungsfolge somit nach Sanio zentrifugal. Gegen den Rand hin sind die Teilungen nicht so intensiv wie in der Mitte der Blathälften; die äußersten sieben

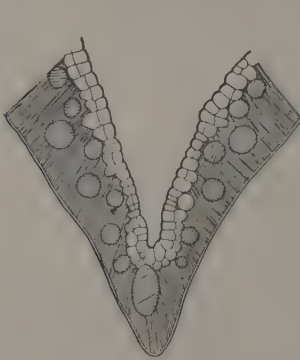


Fig. 6.

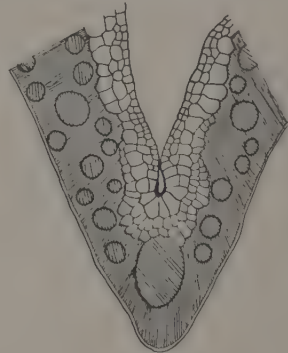


Fig. 7.

Cyperus natalensis.

Fig. 6 Querschnitt durch den oberen, Fig. 7 durch den unteren Teil eines unentfalteten Blattes. Vergr. 64:1.

bis zwölf Zellen erfahren überhaupt keine tangentiale Scheidewandbildung. Auch gegen die Mediane hin sind diese geringer.

Von den Entfaltungszellen teilen sich, abgesehen von dem unteren Viertel der Blathöhe (Fig. 4) nur die äußeren parallel zur Oberfläche. Der größte Teil des hier entstehenden chlorophyllfreien Gewebepolsters ist nicht dermatogenen Ursprungs, sondern geht seltsamerweise aus dem Grundgewebe hervor (Fig. 6 und 7).

Es spricht dies auch gegen Riklis Annahme, daß der Gelenkapparat der Cyperaceen stets durch lokale Umwandlung, durch besondere Zellteilungen des Wassergewebes zustande käme.

Wiederholte perikline Teilungen der Entfaltungszellen konnten in keinem Falle nachgewiesen werden. Auch war hier keine weitere antikline Scheidewandbildung festzustellen, die bei der übrigen Epidermis nach der doppelten, bzw. dreimaligen periklinen Teilung in der äußersten,

in der unteren Hälfte der Blatthöhe auch in der zweitäußersten Schicht auftritt.

Während im oberen Teile des Blattes die Entfaltungszellen der zweiten und dritten Schicht noch ganz die Form der ihnen homologen Chlorophyllzellen besitzen (Fig. 5), gleichen sie sich basalwärts in ihrem Aussehen immer mehr den übrigen großen, in die Tiefe gestreckten Zellen des Wassergewebes an (Fig. 4, Fig. 8, Fig. 9).

Auch die Zahl und Größe der Epidermiszellen des Entfaltungsgewebes ist in verschiedenen Blatthöhen eine verschiedene. Bilden sich im unteren Teile 4—5 Epidermiszellen zu spezifischen Entfaltungszellen aus, so im mittleren 6—8, im oberen, abgesehen vom Übergang zum ungefalteten Abschnitt, 4—5.



Fig. 8.

Fig. 8. *Cyperus natalensis*. Mediane Partie eines entfalteten Blattes aus dem unteren Teile der Höhe. Vergr. 48:1.

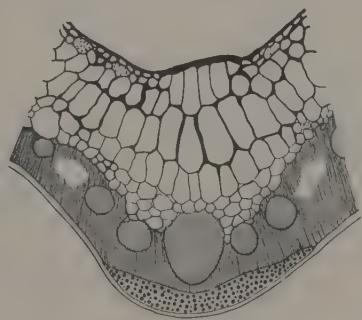


Fig. 9.

Fig. 9. *Cyperus natalensis*. Mediane Partie eines entfalteten Blattes in der Nähe der Basis. Vergr. 48:1.

Die Höhe dieser Zellen ist, wie bei den Gramineen, stets geringer als die der benachbarten Epidermiszellen. Sie beträgt bei den inneren im Mittel $28,3\mu$, bei den äußeren $48,11\mu$, demgegenüber sie bei den angrenzenden Epidermiszellen $99,05$ — $121,69\mu$ mißt. Im ganzen Verlaufe der Längsrinne variieren die Höhenmaße der Entfaltungszellen kaum.

Anders verhält es sich mit der Breite und Tiefe, sie nehmen basalwärts beträchtlich zu. Stets besitzen die mittleren Zellen des fächerförmigen Gewebepolsters größere Dimensionen als die äußeren.

Die folgende Tabelle gibt für *Cyperus natalensis* die Durchschnittsgrößen der mittleren Durchmesser in μ an.

Die in der Mitte gelegenen Entfaltungszellen verjüngen sich gegen die Blattoberseite hin viel stärker als die übrigen, nur an der Blatt-

Cyperus natalensis.

	Untere Blatthöhe		Mittlere Blatthöhe		Obere Blatthöhe	
	Äußere Zellen	Mittlere Zellen	Äußere Zellen	Mittlere Zellen	Äußere Zellen	Mittlere Zellen
	μ	μ	μ	μ	μ	μ
Tiefendurchmesser	97,31	105,20	84,16	102,57	47,34	86,79
Querdurchmesser	31,56	42,08	21,04	28,93	13,15	23,67

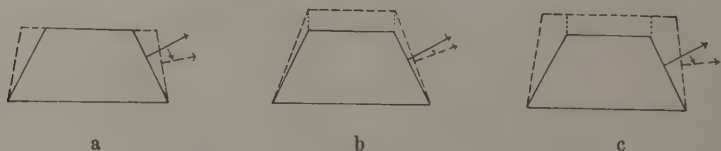
basis scheint ihr Außenquermesser dem der anderen gleichzukommen. Zieht man daneben noch den oben angegebenen mittleren Quermesser in Betracht, so erklärt sich das im oberen Teile mehr spitzkuppige, im unteren mehr flachkuppige Aussehen des Entfaltungsgewebes, und damit auch das an den verschiedenen Stellen verschiedene Querschnittsbild der medianen Furche.

In frühem Knospenstadium zeigen die Entfaltungszellen analog den übrigen Epidermiszellen kubische, dann mehr rechteckige Form, die schließlich in die eines Trapezoids übergeht (Fig. 3), dessen Außenseite sich mit dem Wachstum verbreitert und dessen Höhe beträchtlich zunimmt. Mit dieser Art der Entwicklung der Entfaltungszellen ist zugleich ihre Wirksamkeit, die beiden Blatthälften nach außen zu drehen, gegeben.

Es erscheint der Drehungswinkel

$$v = f(s, h),$$

nimmt also mit Vergrößerung der Außenseite und der Tiefe der Zellen oder der Vergrößerung eines der beiden Faktoren zu.



Da in den äußeren Zellen des Gewebes das Wachstum der Außen- im Vergleiche zur Innenseite besonders beträchtlich ist, so kommt diesen eine besondere Bedeutung für die Entfaltung zu, was sich äußerlich schon in einer Biegung der Lamina nach unten kundtut. Vor allem tritt das deutlich in mittlerer Höhe des Blattes, oft auch noch an ausgewachsenen Blättern (Fig. 10) hervor, obwohl im Laufe der Entwicklung die Wölbung mehr und mehr ausgeglichen wird.

Zeigt sich z. B. an dem innersten Punkte der Falte ein Winkel $i = 20^\circ$ und beträgt die Biegung nach abwärts (Winkel a) 150° , was zu

einer Vergrößerung des Innenwinkels um $2 \times 30^\circ$ führt, so mißt der effektive Öffnungswinkel der Spreite dann 80° .

Um einen einzelnen Fall anzuführen, so ergaben sich bei der Untersuchung des Entfaltungsvorganges von *Cyperus esculentes* auf mittlerer Blatthöhe im Laufe der Entwicklung die folgenden durchschnittlichen Winkelverhältnisse:

Winkel i	Winkel a	Gesamtöffnungs- Winkel
15°	170°	35°
20°	150°	80°
25°	145°	95°
30°	140°	110°
60°	130°	160°

Es wird also die Entfaltung durch das Wachstum der äußeren Entfaltungszellen eingeleitet. Das erinnert wohl an *Cyperus badius*, die beteiligten Zellen beschränken sich hier aber auf das mediane Gewebe, während sie sich dort bis fast zur Mitte der beiden Laminahälften erstrecken.

In der Regel ist die Abwärtskrümmung zu beiden Seiten der Mittellinie eine symmetrische. Doch sind die Fälle, wie sie Duval-

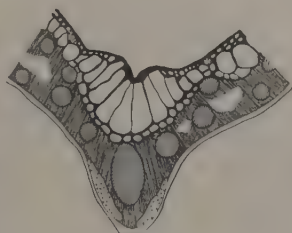


Fig. 10.

Fig. 10. *Cyperus natalensis*. Medianer Teil eines vollständig ausgewachsenen Blattes auf mittlerer Höhe.

Vergr. 48:1.

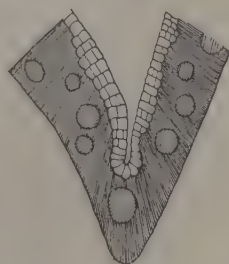


Fig. 11.

Fig. 11. *Cyperus esculentes*. Mitte eines vor der Entfaltung stehenden Blattes. Vergr. 63:1.

Jouve auch bei Gräsern beobachtete, nicht gerade selten, in denen die Biegung auf der einen Blathälfte bedeutender ist als auf der anderen, und zwar stets auf der, die den geförderten Teil des Gewebepolsters zeigt. Dort haben sich die Entfaltungszellen eher entwickelt und damit eine frühere und weitere Drehung der betreffenden Blathälfte herbeigeführt (Fig. 11).

Schon in ziemlich frühen Knospenstadien zeigt es sich, daß die Blattdicke zu beiden Seiten der Mittelrippe gegenüber den übrigen Blatteilen zurückbleibt, was im Laufe der Entwicklung noch mehr hervortritt. Sowohl die Zellteilungen als auch die Größenzunahme der einzelnen Parenchymzellen sind hier geringer. Dieser Umstand kommt wieder dem Entfaltungsvorgange zustatten. Es wird dadurch dem bei

der Drehung der beiden Blatthälften entstehenden Druck pariert, der infolge der durch die starken Sklerenchymbänder und das große Leitbündel bewirkten Unnachgiebigkeit der unter den Entfaltungszellen gelegenen Partie an diesen Stellen zum Ausdruck kommt.

Mit einem anderen Druck oder irgend einer Spannung ist bei der Entfaltungsbewegung nicht zu rechnen. Durch den anatomischen Aufbau wird eine große Starrheit der beiden Blatthälften erzielt, die die Bewegung außerordentlich vereinfacht: dem starken Widerlager der Leitbündel auf der Unterseite steht das durch Imbibierung der Membranen und hohe Turgeszenz versteifte Wassergewebe der Oberseite gegenüber. Das Blatt kann sich außerdem frei bewegen, der Einfluß der Schwer-



Fig. 12.

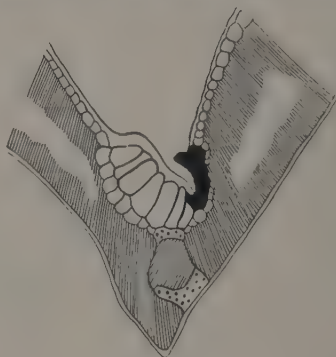


Fig. 13.

Fig. 12 und 13. *Carex Grayi*. Kurz nach der Entfaltung. Vergr. 95 : 1.

kraft kommt, da sich die Blätter durchwegs in vertikaler Lage entfalten, nicht in Betracht.

So ist es zu verstehen, daß die Größenzunahme des medianen Gewebepolsters ausreichend ist, die Spreite zu öffnen. Der Vorgang beruht allein auf dem Wachstum jener Zellen. Osmotische Verhältnisse spielen, soweit sie sich bei der starken Konzentration und der Zartheit der Membranen feststellen ließen, nicht die geringste Rolle, von einer bestimmenden gar nicht zu sprechen, wie die Versuche (Aufhebung des Turgors an sich eben entfaltenden Blättern) ergaben.

Es wurde dann auch die Weiterentwicklung von Blättern untersucht, deren Entfaltungsgewebe schon in der Knospenlage teils durch Bestreichen mit einer glühenden Nadel, teils durch Aufreißen der Zellen zerstört wurde. In den meisten Fällen unterblieb das Öffnen des Blattes, in den übrigen kam es zu einer unvollständigen Ausbreitung. Der Versuch wurde auch bei *Carex Leersii*, bei *Carex Grayi* und bei

Carex flava wiederholt, deren Blattentfaltung ebenfalls auf das Wachstum der medianen Zellen zurückzuführen ist. Die Ergebnisse waren im wesentlichen die gleichen. Von zehn in der angegebenen Weise behandelten Blättern haben sich z. B. bei *Carex flava* acht überhaupt nicht und zwei unvollständig entfaltet, bei *Carex Grayi* drei von zehn etwas geöffnet. Die Untersuchungen ergaben, daß, wenn ein geringes Ausbreiten der Spreite erfolgt, dies durch anormale Vergrößerung der an die Wundstelle grenzenden Epidermiszellen, zum Teil unter Mitbeteiligung der darunterliegenden, dann äußerst chlorophyllarm werdenden Parenchymschicht bewirkt wird, was vielleicht als Folge ausgeschiedener Hormone angesehen werden kann (Fig. 12).

Wurde nur der eine Teil des Entfaltungsgewebes in der oben angegebenen Weise behandelt, so vergrößerte sich der andere stärker als an einem unverletzten Blatte und erzielte, meist unter Mitwirkung der darunterliegenden, chlorophyllabbauenden Parenchymzellen, ein erhebliches Abspreizen der einen Laminahälfte, während die andere gewöhnlich vollkommen passiv

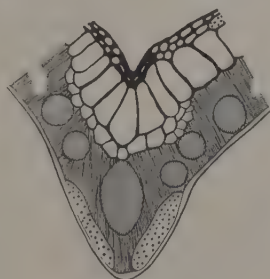


Fig. 14.



Fig. 15.

Fig. 14. *Cyperus esculentus*. Medianes Entfaltungsgewebe nach Einwirken sehr verdünnter Salzsäure. Vergr. 48:1.
Fig. 15. *Fuirena simplex*. Knospenstadium. Vergr. 5:1.

blieb. Nur selten bewegte sich auch diese etwas nach außen durch ungewöhnliche, durch Wundsekrete hervorgerufene Vergrößerung der unter der Verletzung gelegenen Schicht (Fig. 13).

Zum Vergleich mit dem Öffnungsvorgang dieser Faltblätter wurde auch der eines der wenigen in der Knospenlage gerollten Cyperaceenblätter, und zwar der von *Fuirena simplex*, untersucht. Wie Fig. 15 zeigt, bleiben schon in frühen Stadien die an den durch primäre Leitbündel besonders charakterisierten Biegungsstellen befindlichen drei bis fünf Epidermiszellen im Wachstum zurück. Die zwischen ihnen gelegenen führen durch ihre intensive, vom Rande gegen die Mitte fortschreitende Vergrößerung in der Querrichtung den 1. Entfaltungsakt herbei (Fig. 16), die Geradestreckung der Blatteile zwischen den primären Bündeln. Dann erst bewirken die unmittelbar über diesen

gelegenen Zellen durch ihr, die übrigen Epidermiszellen rasch an Größe überholendes Wachstum das Schwinden der Knicke, die vollständig

flache Ausbreitung des Blattes.

Fig. 17—21 lassen ersehen, daß diese Entfaltungszellen sich ähnlich wie die von *Cyperus esculentes* und *Cyperus natalensis* entwickeln, daß wieder gilt: Öffnungswinkel $v = f$ (s, h).

Es erweist sich also auch hier, wie in allen anderen Fällen als gänzlich unmöglich, daß die „cellules bulliformes“, wie Duval-Jouve annimmt, „vollkommen entwickelt sind,

Fig. 16. *Fuirena simplex*. Erster Entfaltungsschritt. Die über den großen Leitbündeln befindlichen Zellen verändern ihre Größe noch nicht. Vergr. 16:1.

wenn das Blatt im Begriffe steht, sich zu entfalten“.

Durch das enorme Wachstum der zuletzt in Wirksamkeit tretenden Entfaltungszellen (im Durchschnitt wird in der oberen Hälfte der Blattoberfläche das $2\frac{1}{4}$ fache des ursprünglichen Quer- und das 5 fache des ur-

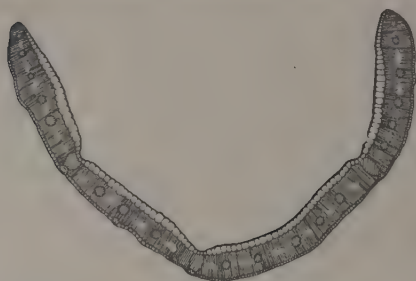


Fig. 17.

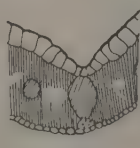


Fig. 18.

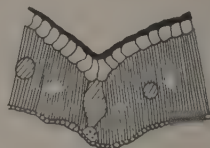


Fig. 19.

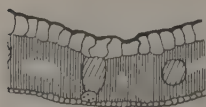


Fig. 20.



Fig. 21.

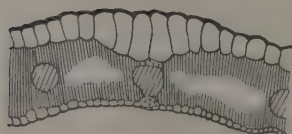


Fig. 22.

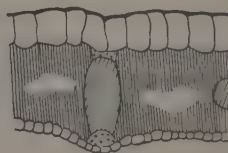


Fig. 23.

Fig. 17—23. *Fuirena simplex*. Die erst im Wachstum zurückgebliebenen Zellen führen die vollkommen flache Ausbreitung der Spreite herbei. Vergr. 30:1.

sprünglichen Tiefendurchmessers erreicht, in der unteren Hälfte das $2\frac{1}{2}$ fache des Quer- und das 6 fache des Tiefendurchmessers) wird nicht selten sogar der Winkel 180° überschritten, so daß, wie auch aus Fig. 22 zu schließen ist, eine Überbiegung der Spreite nach unten sich ergibt. Nach beendeter Entfaltung dauert das Breiten-, wie das Dickenwachstum des Blattes noch fort und die Zellen der Oberseitenepidermis werden in Größe und Form so ausgeglichen, daß an Querschnitten vollkommen ausgewachsener Exemplare die beiden Arten von Entfaltungszellen meist kaum mehr zu unterscheiden sind (Fig. 23).

Ob bei anderen in der Knospenlage gerollten Cyperaceenblättern die Entfaltung ebenfalls in zwei Etappen vor sich geht, konnte mangels geeigneten Materials nicht untersucht werden, doch ist anzunehmen, daß, wenn keine T-Träger hemmend wirken, wenn die Spreite gleichmäßig gebogen ist, ihre Ausbreitung durch gleichmäßiges Breitenwachstum der Zellen der Oberseite erfolgt, analog ähnlich gebauten Rollblättern anderer Familien.

Es interessierte schließlich noch die Frage, ob die Entfaltungszellen der Cyperaceen wie die der Gramineen eine gewisse Rolle bei den Bewegungen ausgewachsener Blätter spielen. In fast allen untersuchten Fällen wurde ein Falten oder Einrollen der Spreite schon bei geringem Wasserverlust und ein Ausbreiten bei Wasserzufuhr beobachtet, nicht nur an abgeschnittenen Blättern sondern auch an der lebenden Pflanze. Besonders deutlich konnte das bei *Carex Grayi* wahrgenommen werden. So zeigte sich in völlig frischem Zustande an einer bestimmten Stelle der oberen Blatthöhe ein Öffnungswinkel von 80° ; einen Tag später, da die Pflanze nicht mehr begossen wurde, ein solcher von 72° . Nach 2 Stunden betrug er 70° , nach weiteren 2, also nach 4 Stunden 67° , nach 6 Stunden 62° , nach 8 Stunden 50° , nach 10 Stunden 30° , nach 12 Stunden war das Blatt fast vollkommen gefaltet, der Winkel betrug 16° . (Temperatur 34° C, relative Luftfeuchtigkeit 72%.)

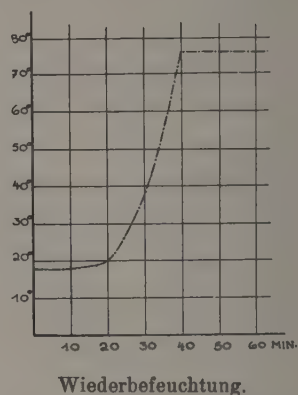
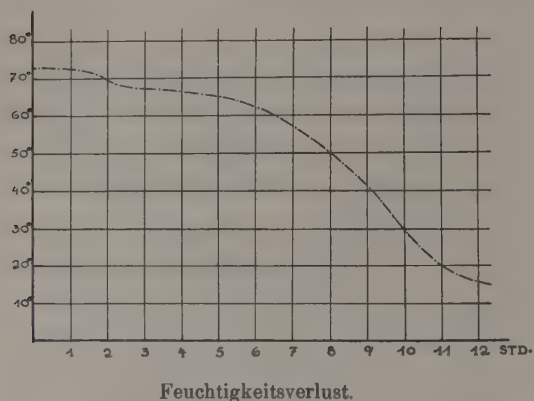
An der gleichen Blattstelle wurden auch die Winkelverhältnisse bei Wasserzufuhr festgestellt:

Vor dem Begießen	18°
10 Minuten nach dem Begießen	18°
20 " " " "	20°
30 " " " "	38°
40 " " " "	76°
50 " " " "	76°
60 " " " "	76°

(Temperatur 34° C, relative Luftfeuchtigkeit 72%).

Abgesehen davon, daß die Zeit, in der das Öffnen der Spreite erfolgt, in keinem Vergleiche steht zu der des Schließens, so ist auch die Art

des Verlaufes eine wesentlich verschiedene, wie die Kurven deutlich hervortreten lassen.



Abgeschnittene, vollkommen entwickelte Blätter von *Cyperus natalensis* falteten sich bei 18° C und 50% relativer Luftfeuchtigkeit im Mittel in 57 Minuten, solche von *Cyperus esculentes* in 64 Minuten und solche von *Fuirena simplex* waren in 16 Minuten vollständig eingerollt; unter Wasser gebracht, breiteten sich die Spreiten der ersten Art unter den gleichen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen in 12, die der zweiten Art in 13 und die der dritten in 4 Minuten wieder aus.

Bei Austrocknen und Wiederbefeuchten von Blattquerschnitten erfolgen diese Bewegungen fast momentan.

Wurde an *Cyperus esculentes*, *Cyperus natalensis*, *Carex Grayi*, *Carex Goodenoughii*, *Cyperus alternifolius* und anderen Faltblättern das Entfaltungsgewebe zerstört oder entfernt, so falteten sich die Spreiten bei Austrocknen nicht, zum Teil trat nur eine Krümmung beider Laminahälften ein, zum Teil allein eine Schrumpfung des Gewebes. *Fuirena simplex* zeigte das Einrollen der Spreite auch, wenn die Epidermis der Oberseite abgezogen wurde, sogar schneller, was aber nicht absolut gegen die Wichtigkeit der Entfaltungszellen bei den Trockenbewegungen spricht, da durch diesen Versuch überhaupt die Möglichkeit einer rascheren Austrocknung gegeben wird.

Es blieb nun die Frage, ob der Vorgang lebende Zellen voraussetze und auf Veränderungen des Turgors beruhe, oder ob er auch bei toten Blättern statfinde und durch Quellungserscheinungen der Zellmembranen oder des Zellinhaltes, oder durch den Kohäsionszug des schwindenden Füllwassers verursacht werde.

Zu diesem Zwecke wurden die Blätter teils durch vollständiges Austrocknen, teils durch Behandlung mit Chloroform- und Ätherdämpfen, teils durch tagelanges Liegen in absolutem Alkohol getötet. In den beiden letzten Fällen falteten bzw. rollten sich die Spreiten erst, nachdem sie einige Zeit der atmosphärischen Luft ausgesetzt waren. In Wasser gelegt, öffneten sich alle Blätter wieder, für *Fuirena simplex* genügte sogar feuchte Luft. Jüngere Blätter führten, wie im lebenden Zustande, die Bewegungen stets schneller aus als ältere.

Ein solches Verhalten schließt natürlich, worauf auch Goebel bei seinen Untersuchungen an Gramineen hinwies, nicht aus, daß bei den Bewegungen lebender Blätter Turgoränderungen mitwirken. Bei *Fuirena* scheint es, wie eine Betrachtung der osmotischen Verhältnisse ergab, in ziemlichem Maße der Fall zu sein, bei *Cyperus esculentes* und *Cyperus natalensis* kaum in Frage zu kommen. Es zeigten die Entfaltungszellen von *Cyperus natalensis* in vollkommen turgeszentem Zustande einen mittleren osmotischen Wert von 28% Mol Rohrzucker, das übrige Wassergewebe von 30% Mol, das Mesophyll von 25% Mol. Ähnlich lagen die Verhältnisse auch für andere Faltblätter. Plasmolytische Untersuchungen von welken Blättern zeigten das Diffusionsgefälle vom Mesophyll über das Entfaltungsgewebe zum Wassergewebe noch deutlicher.

Bei keinem der untersuchten Cyperaceenblätter konnten die osmotischen Verhältnisse als das die Trockenbewegung bewirkende Moment erkannt werden. So dürfte der Satz von Rikli hierüber: „Die Bewegung beruht, wie bei allen Gelenkapparaten und Rollblättern, auf Turgorschwankungen“, der natürlich auch gegen die längst klargelegten Verhältnisse bei den Gramineen spricht, nicht so unbedingt Geltung haben.

Eine Quellung des Inhaltes der Entfaltungszellen war nirgends festzustellen. Weder Zellulose-, noch Pektin-, noch Kalloseschleime konnten nachgewiesen werden. Die Zellen scheinen in der Hauptsache nur Zellsaft zu führen, ähnlich wie bei den Gramineen. Jugendstadien von *Cyperus esculentes*, *Cyperus natalensis*, ältere Stadien von *Cyperus badius* haben Gerbstoff abgelagert, der aber für Quellungserscheinungen nicht in Betracht kommt. Außerdem fand die Trockenbewegung bei den untersuchten Arten auch an ganz dünnen Schnitten statt, deren Zellumen geöffnet waren.

Die Membranen der Entfaltungszellen zeigen eine ziemlich starke Quellbarkeit. In Schwefelsäure und Salzsäure vermögen sie das 1,3 bis 2,5fache ihres gewöhnlichen Dickenmessers anzunehmen; sie lösen

sich in diesen Flüssigkeiten auch vor dem übrigen Gewebe auf. Ihr Lichtbrechungsvermögen, das an und für sich schon viel größer ist als das der übrigen Zellwände, erhöht sich dann noch bedeutend, so daß es an das der Siebröhren erinnert.

Besonders stark ist es an der Außenmembran, die ja im Laufe der Entwicklung eine überaus große Dickenzunahme erfährt.

Auffallend unterscheidet sich diese auch in ihrem Quellvermögen von der Außenwand der angrenzenden Epidermiszellen. So gilt im Mittel:

***Cyperus natalensis* (Außenmembran).**

	Untere Blatthöhe		Mittlere Blatthöhe		Obere Blatthöhe	
	H ₂ O	H ₂ SO ₄	H ₂ O	H ₂ SO ₄	H ₂ O	H ₂ SO ₄
	μ	μ	μ	μ	μ	μ
Entfaltungszellen	10,52	22,46	5,786	17,44	5,26	14,65
Epidermiszellen	6,575	8,23	2,893	3,98	2,10	3,15

Die Außenmembran der Entfaltungszellen quillt bei *Cyperus natalensis* und *C. esculentes* oft so beträchtlich, daß sich in ihr an manchen Stellen ein linsenförmiger Spalt zeigt (Fig. 14), der den Eindruck einer komprimierten Zelle erweckt, die nach der Entwicklungsgeschichte aber nicht bestehen kann. Er dürfte Membranfärbungen zufolge weniger auf Micellenunterschiede der Schichten als auf chemische Differenzierung zurückzuführen sein (vgl. Tab. S. 304).

Große Quellbarkeit der Entfaltungszellmembranen zeigte sich auch bei Behandlung mit NaOH und NH₄OH, dann auch bei Schnitten, die längere Zeit in abs. Alkohol lagen und nachher in Wasser gegeben wurden.

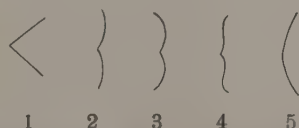
***Cyperus natalensis*, *Cyperus esculentes*, *Fuirena simplex* (mittlere Blatthöhe).**

	<i>Cyperus esculentes</i>		<i>Cyperus natalensis</i>		<i>Fuirena simplex</i>	
	Alk. abs.	Wasser	Alk. abs.	Wasser	Alk. abs.	Wasser
	μ	μ	μ	μ	μ	μ
Entfaltungszellen, Außenmembran .	6,792	13,018	4,245	5,660	2,830	3,254
Epidermiszellen, Außenmembran .	4,245	5,773	2,348	2,830		
Entfaltungszellen, Seitenmembran .	2,122	5,660	1,698	2,264	1,132	1,415
Epidermiszellen, Seitenmembran .	2,830	2,830	1,698	1,698		
Wassergewebe, Membran	1,018	1,415	1,415	1,698		

Durch diese Membranquellungen erfahren bei *Fuirena simplex* die Entfaltungszellen eine Vergrößerung ihres Quermessers bis auf das 1,2fache, bei *Cyperus esculentes* auf das 1,4fache, während sich der Quermesser der übrigen Epidermiszellen der Oberseite auf das 1,1fache und der der Wassergewebezellen auf das 1,2fache erhöht. Bei *Cyperus natalensis* erreichen die Entfaltungszellen das 1,3fache, die gewöhnlichen Epidermiszellen der Oberseite das 1,1fache und die Wassergewebezellen das 1,2fache der ursprünglichen Ausdehnung.

Die Quellung völlig ausgetrockneter Membranen in Wasser ist viel bedeutender, doch ließen die außerordentliche Schrumpfung, Zerknitterung und die enge Aneinanderpressung der Zellbänder bei ihrer Dünne (zum größten Teil unter 1μ) keine präzisen Vergleichswerte aufstellen.

Die Entfaltungszellen quellen vor den übrigen Schichten. Besonders deutlich zeigte sich das bei vielen Faltblättern. Hier war das mediane Gewebepolster oft schon vollkommen straff, wenn die Zellen der Laminahälften noch ganz zerknittert waren. Erst dann dehnten sich auch diese, und zwar, soweit die Oberseite Wassergewebe besaß, dieses vor dem Mesophyll. Bei Querschnitten durch Blätter von *Cyperus alternifolius* waren die einzelnen Quellungsvorgänge schon äußerlich an der jeweiligen Querschnittsform zu erkennen:



Die Entfaltungszellwände der Cyperaceen zeigen ein gegenüber dem übrigen Gewebe verschiedenes chemisches Verhalten. Die Seitenmembranen bestehen wie bei den Gräsern aus Zellulose (bei *Cyperus natalensis* erweisen sich 2—3 radiale Membranen des Gewebepolsters als Pektose). Die Außenwand ist nie kutinisiert, ihre äußere, unter der sehr stark gefalteten Kutikula gelegene Schicht reagiert fast stets wie Pektin, die innere, schwächere wie Zellulose (Tab. S. 304).

2. Liliiflorae.

Juncaceae.

Daß auch bei den Juncaceen typische Entfaltungszellen vorkommen, dafür bieten vor allem die verschiedenen *Luzula*-Arten ein Beispiel. Der Entfaltungsvorgang beruht, wie bei dem anatomisch ähnlich gebauten Blatt von *Fuirena*, auf dem besonderen Wachstum der Epidermiszellen der Oberseite.

Cyperus natalensis, Cyperus esculentes.

	Chlorzink- jod	Jod- schwefel- säure	Kupfer- oxydamm. + Chlor- zinkjod	Methylen- blau	Ruthe- niumrot	Neutral- violett
Außenwand d. } äuß. Entfaltungs- } Rand	—	—	—	violett	intensiv rot	rotbraun
} inn. } Rand	blau	blau	—	hellblau	—	—
Außenwand d. übrigen Epidermiszellen	gelb	bräunlich- gelb	schmutzig- gelb	—	leicht rötlich	—
Seitenwand der Ent- faltungszellen . . .	blau	blau	—	hellblau	—	—
Seitenwand d. übrigen Epidermiszellen	blauviolett	gelb-grau- gelb	gelb	blau	—	—
Wandung d. Wasser- gewebezellen . . .	blauviolett	gelb-grau- gelb	gelb	blau	—	—

Soweit die Spreiten in der Knospenlage nur zylinderförmig gekrümmt sind, wie bei *Luzula nemorosa* (Fig. 24), tritt die Vergrößerung der Zellen zuerst an den Rändern ein und schreitet dann gleichmäßig gegen die Mediane fort. Wo hingegen die Einrollung 360° übersteigt,



Fig. 24.



Fig. 25.

Fig. 24 *Luzula nemorosa*, Fig. 25 *Luzula pilosa*.
Knospenlage des Blattes. Vergr. 10:1.

beginnt das zur Entfaltung führende Wachstum am deckenden Rande und setzt sich über die Mitte nach dem inneren fort. Dort ist es dann stets am intensivsten. Oft nehmen sogar die unter der Epidermis liegenden, dann äußerst chlorophyllarm bleibenden Parenchymzellen an dem Öffnungsvorgange aktiv teil (Fig. 26 und 27).



Fig. 26.



Fig. 27.

Fig. 26 und 27. *Luzula pilosa*. Fig. 26 innerer, Fig. 27 äußerer Rand eines eben entfalteten Blattes. Vergr. 27:1.

Zwei zeitlich getrennte Entfaltungsakte, wie bei *Fuirena*, konnten bei keiner *Juncacee* beobachtet werden. Die unter den primären Leitbündeln liegenden Epidermiszellen bleiben bei Arten, bei denen die erwähnten Systeme als starke, zusammengesetzte Träger ausgebildet sind, oder zumindest einen ansehnlichen Sklerenchymbelag auf der Oberseite besitzen, meist im Wachstum etwas zurück (Fig. 28, 29), ohne eine spätere besondere Zunahme zu erfahren. Die Vergrößerung des Querdurchmessers der Epidermiszellen der Oberseite während der Entfaltung beträgt im Mittel 5—8%, des Tiefenmessers 15—20%. Für die übrigen Zellen konnte keine meßbare Größenveränderung festgestellt werden,

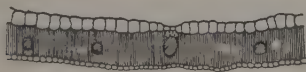


Fig. 28.

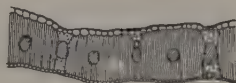


Fig. 29.

Fig. 28. *Luzula pilosa*. Teil eines Querschnittes durch ein ausgebreitetes Blatt. Vergr. 27:1.

Fig. 29. *Luzula nemorosa*. Teil eines Querschnittes durch ein geöffnetes Blatt. Vergr. 27:1.

auch nicht in ihrer Breite, was schließlich durch die mit der erheblichen Zunahme der Epidermiszellen in radialer Richtung verbundene Änderung des Lagenverhältnisses der einzelnen Schichten zur neutralen Faser und mit der mechanisch leichteren Bauart der Unterseite erklärt werden könnte.

Auch die Blätter von *Luzula* führen die Trockenbewegungen aus, in lebendem und in totem Zustande. Topfpflanzen von *Luzula pilosa*, die 14 Tage nicht begossen wurden und vollkommen vertrocknet waren, öffneten ihre gerollten Spreiten schon einige Minuten nach Wasserzufuhr. Den Untersuchungen zufolge liegen analoge Verhältnisse wie bei den *Cyperaceen* vor.

Liliaceae.

Auch unter den *Liliaceen* sind Blätter mit Entfaltungszellen nicht selten, wenn es auch genügend Spreiten gibt, die sich wie *Reineckia carnea*, *Dracaena*, *Brodiaea*, *Cordylina* durch proportional von der Ober- gegen die Unterseite abgestuftes Wachstum ausbreiten. Entfaltungszellen finden sich sowohl bei Blättern mit gerollter als auch bei solchen mit gefalteter Knospenlage.

Als Beispiel der ersten seien die *Anthericum*-Arten angeführt. Die Entfaltung erfolgt durch das Breitenwachstum sämtlicher Epidermiszellen der Oberseite. Es beginnt am äußeren Blattrand und setzt sich

über die Mediane nach dem gedeckten Rande fort. Im Mittel konnte eine Zunahme des Querdurchmessers um 10 % (*Anthericum ramosum*) bis 15 % (*Anthericum Mandaianum*) festgestellt werden. Eine gleichzeitige Tiefenzunahme dieser Zellen zeigte sich nur in der Mitte. Die zwischen den Leitbündeln gelegenen Epidermiszellen erfahren gegenüber den darüberliegenden keine besondere Förderung; die mechanischen Elemente grenzen im Gegensatz zu *Fuirena* und *Luzula* hier überhaupt nicht direkt an die Epidermis, sondern liegen in der Mitte der Blattdicke.

Auf ähnliche Weise entfalten sich *Chlorophytum Sternbergianum* und *Chlorophytum usambarenensis*. Die Ausbreitung der Blattlamina schreitet von der Spitze gegen die Basis fort. Bei *Chlorophytum Sternbergianum* ist der oberste Teil des Blattes nicht gerollt, sondern besitzt einen kreisförmigen Durchschnitt; er zeigt sich schon vor Beginn der Blattentfaltung ausgewachsen und stirbt bald ab.

Die Öffnung des gerollten Abschnittes wird durch das Wachstum der Epidermiszellen des deckenden Randes eingeleitet. Sobald dadurch dem gedeckten etwas Bewegungsfreiheit geschaffen, erfolgt an ihm, gegen die Mitte fortschreitend, ebenfalls Vergrößerung des Quermessers der Epidermiszellen der Oberseite. Ist auch diese Laminahälfte gestreckt, führt das Wachstum des medianen Teiles der Epidermis zur vollkommen flachen Ausbreitung der Spreite. Die Breiten- wie auch die Tiefenzunahme der einzelnen Zellen erweist sich in dieser Partie am bedeutendsten.

Im Mittel ergeben sich die Wachstumsverhältnisse der Epidermiszellen der Oberseite für *Chlorophytum Sternbergianum* wie folgt. (Für *Chlorophytum usambarenensis* sind die Zahlenverhältnisse die gleichen, die absoluten Maße etwas niedriger, vor allem bei den über den Leitbündeln gelegenen Zellen.)

Chlorophytum Sternbergianum.

	Querdurchmesser			Tiefendurchmesser		
	Deckender Rand	Mitte	Gedeckter Rand	Deckender Rand	Mitte	Gedeckter Rand
	μ	μ	μ	μ	μ	μ
Vor Entfaltung	27,35	27,35	23,67	36,82	47,99	35,50
Nach Entfaltung	31,56	39,45	31,56	55,23	63,12	58,64

Eine entsprechend gegen die Oberseite sich steigende Vergrößerung der Parenchymschichten findet nicht statt; deshalb zeigen sich die Zellen gegen die Unterseite an den Stellen, an denen es der

mechanische Aufbau ermöglicht, also zwischen den Nerven, erheblich gedrückt (Fig. 30). Erst die Weiterentwicklung nach vollendeter Entfaltung befreit sie aus ihrer Zwangslage.

Die *Albuca*-Arten besitzen eine in der Hauptsache flachgerollte Knospenlage. In oberer und teilweise noch in mittlerer Blattohöhe ist die Spreite so zusammengelegt, daß auf der Oberseite zwei deutliche Knicke entstehen. Diese sucht das Blatt bei seiner Entwicklung durch die Bildung eines besonderen Entfaltungsgewebes auszugleichen, während die Ausbreitung der übrigen Teile der Spreite durch proportional gegen die Oberseite gesteigertes Wachstum erfolgt. Die



Fig. 30. *Chlorophytum Sternbergianum*. Ausschnitt aus einem Querschnitt durch ein eben entfaltetes Blatt. Vergr. 40:1.

in den beiden Buchten gelegenen Epidermiszellen nehmen gegenüber den übrigen erheblich an Breite und an Tiefe zu; in hervorragendem Maße auch die darunterliegenden schon in der Knospenlage chlorophyllarmen, im Laufe der Entwicklung chlorophyllfrei werdenden Parenchymzellen.

Albuca Nelsonii.

	Epidermiszellen		Zellen der 2. Schicht	
	quer	tief	quer	tief
	μ	μ	μ	μ
Vor Entfaltung	22,64	28,30	28,30	28,30
Nach Entfaltung	33,96	33,96	36,79	48,11

So wird eine Vergrößerung des Winkels von 25° bis 30° auf etwa 90° bis 120° ermöglicht (Fig. 31, 32).

Der ursprünglichen Lage und dem bei dem Wachstum der Zellen sich ergebenden Drucke zufolge ist die Ausbildung des Entfaltungsgewebes, ähnlich wie bei den Faltblättern der Cyperaceen, eine fächerförmige; die in der Mitte gelegenen Zellen entwickeln sich am kräftigsten.

Auch die Epidermisaußenmembran über diesem chlorophyllfreien Polster nimmt wie dort während und nach der Entfaltung sehr an Dicke zu, was ebenso wie die hohe Turgeszenz dieser Zellen als wertvolle Festigung gegen radialen und tangentialen Druck aufgefaßt werden kann.

Die unverhältnismäßige Förderung der Oberseite jener Stellen wirkt sich an der Unterseite in einer starken Komprimierung der Epidermis- und der daruntergelegenen Grundgewebezellen aus.

Einfach gefaltete Knospenlage weist Phalangium Bichei auf (Fig. 33). Die zwischen den Leitbündeln gelegenen Epidermiszellen der Oberseite nehmen, vom Rande gegen die Mitte fortschreitend, etwas an



Fig. 31.



Fig. 32.

Fig. 31, 32. *Albuca Nelsonii*. Fig. 31 Teil eines Querschnittes durch den oberen Abschnitt eines eben entfalteten Blattes. Vergr. 5:1. Fig. 32 Ausschnitt aus Fig. 31, Entfaltungsgewebepolster. Vergr. 48:1.

Breite zu und erzielen so eine leichte Auswärtsbiegung der Laminahälften. Ihr Tiefendurchmesser verändert sich kaum merklich (Fig. 34a). Die Hauptaufgabe bei der Entfaltung fällt den zwischen dem medianen und den nächsten seitlichen Leitbündeln gelegenen Epidermiszellen zu. Ihr Quermesser erfährt eine mittlere Vergrößerung von 100%, ihr Tiefenmesser eine solche bis zu 125% (Fig. 34b), woraus sich eine Erweiterung des ursprünglichen Winkels von etwa 20° auf 130° bis 140°

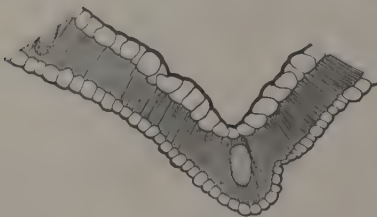


Fig. 34b.



Fig. 33.

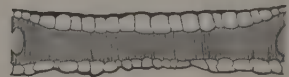


Fig. 34a.

Fig. 33, 34a, 34b. *Phalangium Bichei*. Fig. 33 kurz nach der Entfaltung. Blattquerschnitt. Vergr. 7:1. Fig. 34a Ausschnitt aus Fig. 33, Entfaltungszellen der Blatthälften. Vergr. 48:1. Fig. 34b Ausschnitt aus Fig. 33, an der Mittellinie der Spreite gelegene Entfaltungszellen. Vergr. 48:1.

ergibt. Der durch die Bewegung der Spreitenhälften auf der Unterseite rechts und links vom Mittelnerven sich geltend machende Druck kommt in der Regel auch hier in einer Pressung der Zellen und der damit verbundenen Eindellung zum Ausdruck.

Ziemlich analog verläuft die Ausbreitung der Spreite von *Chlorophytum Hoffmannii*, die im Gegensatz zu der anderer *Chlorophytum*-

arten gefaltete Knospenlage besitzt. Der durch das minimale Breitenwachstum der Epidermiszellen der Laminahälften verursachte 1. Entfaltungsschritt kommt hier noch weniger in Betracht. Die Ausbiegung ist meist kaum merklich. Desto bedeutender ist die Wirksamkeit der 14 bis 16 medianen Epidermiszellen und der darunterliegenden, nur an dieser Stelle äußerst chlorophyllarmen Parenchymzellen, die den Öffnungswinkel von 10° auf 100° zu erweitern vermögen.

Chlorophytum Hoffmannii.

	Epidermiszellen Mitte		Zellen der 2. Schicht Mitte		Epidermiszellen Mitte der Laminahälfte		Zellen der 2. Schicht Mitte der Laminahälfte	
	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief
	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ
Vor Entfaltung . .	21,05	26,31	18,42	21,05	63,15	68,42	31,57	34,21
Nach Entfaltung . .	47,36	100,00	28,94	42,10	64,47	68,42	31,57	34,21

Die Tiefenvergrößerung der Entfaltungszellen nimmt gegen die Mitte hin zu, so daß sich die übliche Fächerform des Gewebepolsters ergibt (Fig. 35). An den Druckstellen erfolgt hier keine schroffe Einknickung, sondern nur eine leichte konkave Wölbung der Unterseite, mit einer Folge der zu beiden Seiten der Mittelrippe besonders geringen Blattdicke und der schon in der Knospenlage vorgebildeten seichten Ausbuchtung.

Die ebenfalls gefalteten Blätter der verschiedenen Hemerocallis-Arten betätigen ihre Ausbreitung unter Wachstum sämtlicher Epidermiszellen

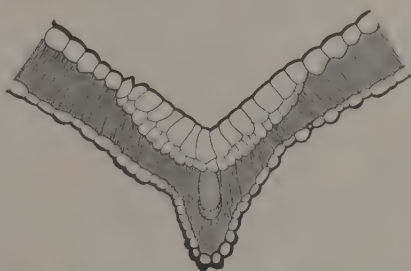


Fig. 35. *Chlorophytum Hoffmannii*. Medianes Entfaltungsgewebe. Vergr. 48:1.



Fig. 36.



Fig. 36a.

Fig. 36, 36a. *Hemerocallis luteola maior*. Fig. 36 Querschnitt aus oberer Blattoberfläche bei beginnender Entfaltung (erster Entfaltungsakt). Vergr. 10:1. Fig. 36a Ausschnitt aus Fig. 36. Vergrößerung der über dem Leitbündel gelegenen Zellen. Vergr. 40:1.

der Oberseite. Erst vergrößern sich, vom Rande gegen die Mitte fortschreitend, die über den Leitbündeln gelegenen und bewirken eine

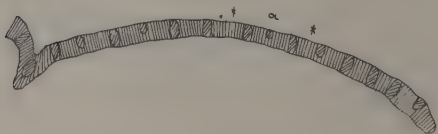


Fig. 37.

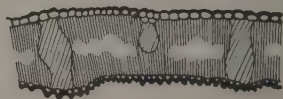


Fig. 37a.

Fig. 37, 37a. *Hemerocallis luteola maior*. Fig. 37 Blattquerschnitt bei weiter vorgeschrittener Entfaltung. Vergr. 10:1. Fig. 37a Ausschnitt aus Fig. 37, Vergrößerung der zwischen den Leitbündeln gelegenen Epidermiszellen, gegen die Mitte fortschreitend. Vergr. 40:1.

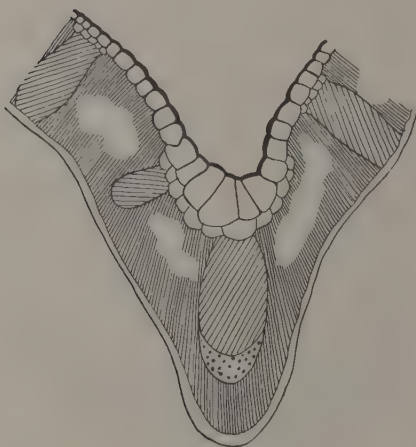


Fig. 38. *Hemerocallis luteola maior*. Das den dritten Entfaltungsschritt bewirkende mediane Gewebepolster. Vergr. 40:1.

leichte Außenbiegung der Laminahälften (Fig. 36). Ist dieser Wachstumsprozeß schon ziemlich weit gegen die Mediane vorgeschritten, so erfährt er durch die ebenfalls an den Rändern beginnende Streckung der dazwischenliegenden Teile der Epidermis Unterstützung (Fig. 37). Die vollkommene Entfaltung wird schließlich durch das besondere Breiten- und Tiefenwachstum der über dem Mittelnerven gelegenen Epidermiszellen, zum Teil unter Beteiligung der darunter sich befindenden chlorophyllarmen

Hemerocallis aurantiaca (mittlere Blatthöhe).

	Epidermiszellen der Mitte		Epidermiszellen der Laminahälften quer							
			tief				quer			
	quer	tief	gegen Mitte	Mitte der Laminahälfte	gegen Rand	über Leitbündel	gegen Mitte	Mitte der Laminahälfte	gegen Rand	über Leitbündel
	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ
Vor Entfaltung	16,56	14,20	20,25	21,04	22,35	18,41	22,35	18,93	14,73	23,67
Nach Entfaltung	30,24	41,55	27,62	24,19	24,89	26,30	27,62	19,98	19,98	27,62

Parenchymschicht erzielt. Aus Wachstumsgröße und Druckrichtung resultiert wieder die Fächerform des medianen Entfaltungsgewebes (Fig. 38). (Vgl. Duval-Jouve, *Étude histotaxique des Cyperus de France*, Fig. 22, *Cyperus vegetus*).

Die Ausbreitung der Faltblätter von *Diamella coerulea* und *Phormium tenax* wird allein durch Ausbildung eines medianen Entfaltungspolsters erreicht. Bei *Diamella* bleiben die an der Biegsungsstelle liegenden 14—18 Epidermiszellen im Wachstum gegenüber den übrigen während der Knospenlage erheblich zurück, ebenso die darunter liegende, kein Chlorophyll bildende Mesophyllschicht, um

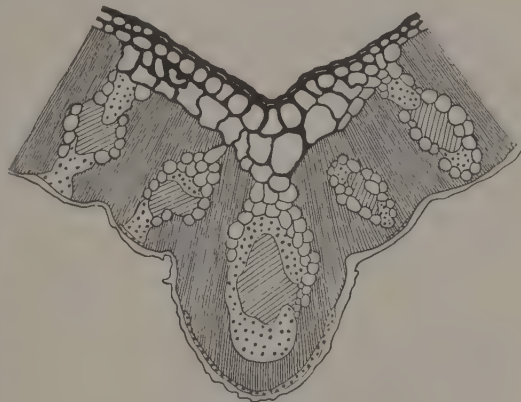


Fig. 39.

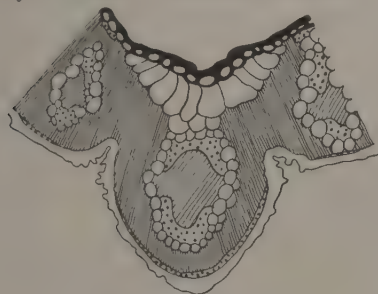


Fig. 40.

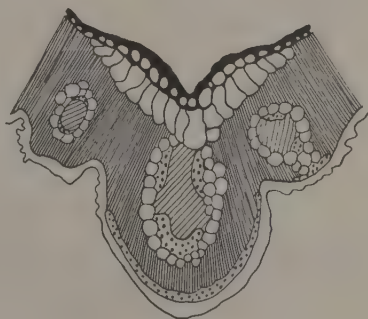


Fig. 41.

Fig. 39—41. *Diamella coerulea*. Fig. 39 medianes Entfaltungsgewebe auf unterer Blatthöhe. Fig. 40 medianes Entfaltungsgewebe auf mittlerer Blatthöhe. Fig. 41 medianes Entfaltungsgewebe auf oberer Blatthöhe. Vergr. 95:1.

sich dann plötzlich in einem das Öffnen der Spreite bewirkendem Maße zu vergrößern. Während auf unterer Blatthöhe Epidermis und Grundgewebeschiebt sich in nahezu gleichem Verhältnisse an dem Vorgange beteiligen (Fig. 39), überwiegt auf mittlerer (Fig. 40) und oberer (Fig. 41) das Wachstum der Hypodermiszellen beträchtlich.

Diamella coerulea.

	Untere Blatthöhe				Mittlere Blatthöhe				Obere Blatthöhe			
	Epidermiszellen		Hypodermiszellen		Epidermiszellen		Hypodermiszellen		Epidermiszellen		Hypodermiszellen	
	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief
	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ
Vor Entfaltung .	18,62	18,62	19,36	17,24	17,16	17,10	12,75	13,60	15,78	15,78	9,21	10,52
Nach Entfaltung .	26,31	42,10	31,57	39,47	21,05	21,05	27,36	55,26	16,24	18,42	26,31	44,73

Die Förderung der Oberseite müßte auch hier zu einer ansehnlichen Pressung der Zellen an den zu beiden Seiten des medianen Leitbündels sich ergebenden Druckstellen führen. Diese wird aber wesentlich gemildert, zum Teil ganz aufgehoben durch die schon vorgebildeten, ziemlich nah an die neutrale Faser heranreichenden steilen Einbuchtungen, in denen leicht ein Anklappen der Laminahälften an die mediane Kuppe stattfinden kann. Während des Ausbreitens der Spreite nimmt die über dem Entfaltungsgewebe liegende Membran um das Doppelte bis Dreifache an Dicke zu. Noch deutlicher als bei *Cyperus natalensis* lassen sich hier zwei verschieden quellbare

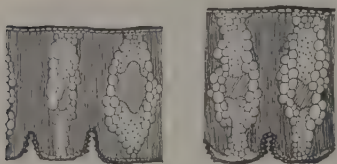


Fig. 42. *Diamella coerulea*. Ausschnitte aus den Blatthälften. Vergr. 48:1.

Schichten unterscheiden, allein schon bei längerem Liegen in Wasser (vgl. Fig. 39).

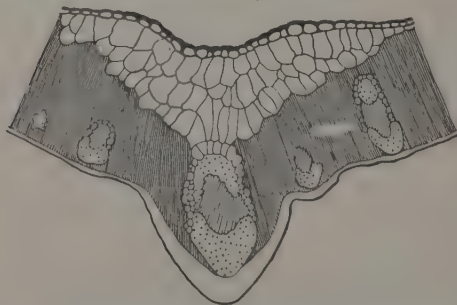


Fig. 43. *Phormium tenax*. Medianes Entfaltungszellpolster eines vollkommen ausgebreiteten Blattes. Vergr. 64:1.

Ein weit mächtigeres, mit freiem Auge als heller Streifen erkennbares Entfaltungspolster wird auf der Oberseite der Blattmitte von *Phormium tenax* entwickelt. Es beteiligen sich daran die Epidermis und mindestens drei Mesophyllschichten

(Fig. 43), die keinen grünen Farbstoff, sondern nur Leukoplasten besitzen.

Die Außenmembran ist im medianen Teil erheblich dick, auch die übrigen Epidermiswände des Entfaltungsgewebes sind wie bei *Diamella*

bedeutend stärker als die der zu Entfaltungszellen ausgebildeten Grundgewebezellen. Das Verhältnis des Breiten- und Tiefenwachstums der Epidermis und des Hypoderms erinnert ebenfalls an *Diamella*. Im oberen Teile der Spreite ist die Epidermis jedoch zum Zeitpunkte der Entfaltung bereits ausgewachsen, sie wird durch die Vergrößerung der hypodermalen Zellen nur passiv gedehnt, was sich sowohl durch Membranmessung bei beginnender und beendeter Plasmolyse als durch Feststellung des Elastizitätsmoduls erhärten läßt ($E = 85,76$ pro qmm).

Es resultiert auch hier die Keilform des Entfaltungspolsters, die wirksamste für das Auseinanderspreizen der Laminahälften.



Fig. 44.

Fig. 44. *Phormium tenax*. Medianer Teil des Querschnitts durch die noch gefaltete, nicht mehr wachstumsfähige Blattspitze. Vergr. 64:1.

Der Entfaltungsvorgang beginnt verhältnismäßig spät, das Blatt hat bis dahin in der Regel schon eine Höhe von mehr als 1 m erreicht. Zu diesem Zeitpunkte ist die Spitze nicht mehr wachstumsfähig (Fig. 44) und die Ausbreitung kann erst etwas unterhalb beginnen. Dieser Umstand ruft naturgemäß Spannungszustände hervor, die gewöhnlich zu einem Spalten der Spitze führen. Künstlich läßt sich dies bei sich eben entfaltenden Spreiten schon durch einen ganz leichten Druck erreichen.

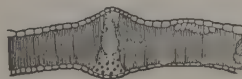


Fig. 45.

Fig. 45. *Veratrum nigrum*. Teil eines Querschnitts durch ein eben entfaltetes Blatt. Vergr. 20:1.

Das später, bei Absterben der Spitze nicht selten eintretende tiefere Einreißen des Blattes steht mit diesem Vorgange nicht in Zusammenhang; es erfolgt im übrigen oft seitlich des Gewebepolsters.

Bei den in der Knospenlage gefalteten Spreiten der *Veratrum*-Arten werden die in den Knicken der Ober- und Unterseite gelegenen Epidermiszellen durch ihr besonderes Wachstum zu Entfaltungszellen. An einzelnen tiefen Falten beteiligen sich auch die darunterliegenden Parenchymzellen, die in diesem Falle dann ihren Chlorophyllgehalt verringern (Fig. 45). Die Verteilung, Anzahl und Größe der Entfaltungszellen ist selbst innerhalb eines Blattes eine äußerst variable. Konstant

ist nur die Ausbildung eines kleinen chlorophyllfreien Gewebepolsters über der Blattmittelrippe.

Auch die erwähnten Liliaceenblätter vermögen auf Feuchtigkeitschwankungen zu reagieren.

Die Spreiten der *Anthericum*- und *Chlorophytum*-Arten rollen sich bei Wasserverlust ziemlich rasch ein oder falten sich, soweit sie eine besonders stark ausgebildete Mittelrippe besitzen. Bei Befeuchtung breiten sie sich wieder aus. Jedoch nur lebende Blätter vermögen diese Bewegungen auszuführen. Aktiv wirken hier, ähnlich wie bei den meisten Gramineen, die Parenchymzellen. Dem festgestellten Diffusionsgefälle zufolge, entziehen sie den Entfaltungszellen Flüssigkeit, deren verminderter Turgeszenz dann eine Verkürzung der Oberseite entspricht.

Die *Hemerocallis*-Arten reagieren bedeutend langsamer auf Wasserverlust. Abgeschnittene junge Blätter von *Hemerocallis minor* waren bei 50% relativer Luftfeuchtigkeit und 20° C in 45 Minuten gefaltet, ältere unter den gleichen Verhältnissen erst in 70—90 Minuten. So sind hier auch die periodischen Bewegungen an heißen Sommertagen ziemlich schwer zu beobachten, es handelt sich durchwegs nur um Differenzen der Öffnungswinkel von wenigen Graden.

Durch Chloroform, Alkohol oder durch Kochen getötete Spreiten falten sich bei Wasserverlust nicht mehr.

Durch Vertrocknen getötete Blätter öffnen sich bei Behandlung mit kaltem Wasser nicht, mit warmem Wasser kaum merklich. Bei Einwirkung von KOH und mehr noch von H_2SO_4 breiten sich die Spreiten weiter aus, infolge größerer Quellung der Entfaltungszellmembranen. (In H_2SO_4 erreichen sie durchschnittlich das Zwei- bis Zweieinviertelfache ihrer natürlichen Stärke.)

Als aktiver Faktor bei den Bewegungen der *Hemerocallis*-Blätter sind die medianen Entfaltungszellen anzusehen. Zerstört man sie durch Bestreichen mit einer glühenden Nadel, so erfolgt augenblicklich das Falten der Spreite, ein späteres Öffnen ist nicht zu erreichen. Entfernt man sie, so bleibt das Blatt bei Austrocknung vollkommen flach, entfernt man nur die Hälfte von ihnen, so ist an der unverletzten Laminaseite die Trockenbewegung zu beobachten.

Spreiten, deren medianes mechanisches Element abgeschnitten wurde, können da das Entfaltungsgewebe seines starken Widerlagers beraubt ist, nicht mehr durch Einfalten auf Wasserverlust reagieren.

Bei *Diamella* und *Phormium* führt Feuchtigkeitsverringerung zu keiner der Knospenlage entsprechenden Faltung. Die Laminahälften rollen sich nach unten ein (vgl. Fig. 42, Einbuchtungen der Unterseite).

Es ist dies eine Folge der mechanischen Festigung der Oberseite, bei Phormium z. B. eine Folge der schon in der Knospenlage angebahnten Verholzung der Epidermis-Seiten- und Innenwände, sowie aller Membranen der zwei bis drei hypodermalen chlorophyllfreien Schichten. Die erwähnten Bewegungen sind auch toten Blättern, selbst Schnitten mit offenem Zellumen eigen. Ihre Ursache liegt in der starken Quellbarkeit der Zellulosewände des Parenchyms.

Das Quellvermögen der Membranen des Entfaltungspolsters ist allerdings viel beträchtlicher, doch der Größe der Laminahälften und ihrem mechanischen Aufbau gegenüber wirkungslos. Es kommt höchstens zum Ausdruck, wenn man die Blatthälften erheblich (bei Phormium tenax bis mindestens 4 mm) verschmälert.

Amaryllidaceae.

Unter den Amaryllidaceen weist *Hypoxis villosa*, der gefalteten Knospenlage entsprechend, ein medianes Entfaltungsgewebe auf. Die Querschnittsform der Blätter erinnert durch den lateralen Knick an manche Cyperaceen; die Epidermen der Ober- und Unterseite sind als Wassergewebe entwickelt. Als typische Entfaltungszellen können nur die in der Mitte zwischen den ersten seitlichen Leitbündeln gelegenen Epidermiszellen der Oberseite angesprochen werden. Es sind gegen die Blattspitze zu im Durchschnitt 7, auf mittlerer Blatthöhe 9–10, und gegen die Basis zu 10 Zellen. An den beiden letzten Blattabschnitten beteiligen sich oft 6–8 darunterliegende chlorophyllarme Parenchym-

Hypoxis villosa (mittlere Blatthöhe).

	Epidermiszellen der Mitte		Epidermiszellen der Laminahälften					
			an Epid.-Zellen angrenzend		Mitte der Laminahälfte		gegen Blattrand	
	quer μ	tief μ	quer μ	tief μ	quer μ	tief μ	quer μ	tief μ
Vor Entfaltung . .	24,32	40,76	36,82	31,56	40,76	31,56	46,02	39,45
Nach Entfaltung . .	44,71	96,55	36,98	34,19	40,76	35,76	46,02	39,45

zellen an der Entfaltung (Fig. 46). Das Entfaltungsgewebe ist fächerförmig ausgebildet, der Öffnungswinkel ist auch hier $f(s, h)$ der betreffenden Epidermiszellen.

Topfpflanzen von *Hypoxis villosa*, die etwas trocken gehalten werden, schließen ihre Spreiten, wenn auch nicht vollkommen. Kurze Zeit nach

dem Begießen breiten sie diese wieder aus. Abgeschnittene junge Blätter falten sich bei 18°C und 65% relativer Luftfeuchtigkeit in 60—90 Minuten, ältere in 2—3 Stunden. Bei Benetzen mit Wasser öffnen sie sich wieder. Mehrmalige Wiederholung dieses Versuches in kurzen Zwischenräumen verlangsamt die Reaktion.

Zerstört man das mediane Entfaltungsgewebe, so erfolgt bei Feuchtigkeitsverlust kein Falten.

Durch vollständiges Vertrocknen, durch Kochen oder durch Chloroform getötete Blätter vermögen die Bewegung auszuführen. Die Ursache dürfte jedoch nicht in Schrumpfungs- und Quellungs-, sondern in Schrumpfelungs- und Schwellungserscheinungen zu suchen sein. Schnitte, deren Zellumen geöffnet sind, falten sich bei Feuchtigkeitsverminderung nicht, ebenso nicht Spreiten, die längere Zeit in absolutem Alkohol gelegen sind. Schnitte durch stark geschrumpfelte, aber noch lebende Blätter breiten sich wieder



Fig. 46.



Fig. 47.



Fig. 47a.



Fig. 48.

Fig. 46. *Hypoxis villosa*. Eben entfaltetes Blatt. Mediane Entfaltungszellen auf mittlerer Blatthöhe. Vergr. 20:1.

Fig. 47. *Curculigo recurvata*. Faltilage des Blattes. Vergr. 5:1. Fig. 47a Ausschnitt aus Fig. 47, Knickstelle. Vergr. 26:1.

Fig. 48. *Curculigo recurvata*. $\frac{1}{8}$ nat. Größe.

oder doch annähernd flach aus, so sie in eine starke Kalisalpeterlösung gebracht werden.

Als Beispiel eines in der Knospenlage gefälten Blattes innerhalb der Familie der Amaryllidaceen sei *Curculigo recurvata* erwähnt (Fig. 47). Der Entfaltungsvorgang stimmt im wesentlichen mit dem der Graminee *Panicum plicatum* überein. Die in den Knicken gelegenen Epidermiszellen bleiben wie dort innerhalb der Knospe im Wachstum zurück (Fig. 47a), um dann schließlich durch ihre Vergrößerung die Ausbreitung der Spreite herbeizuführen. Zuerst öffnen sich die inneren Falten und zwar die medianen vor den übrigen, so daß ein Überschlagen des Blattes nach unten resultiert (Fig. 48). Später

erweitern sich die Faltwinkel der Unterseite, die Blattlamina biegt sich gerade. Eine vollständige Ausstreckung der beiderseitigen Winkel kommt nicht zustande. Die Spreitenflächen ausgewachsener Pflanzen weisen eine weitwinkelige Fältelung auf, erzielen also durch ihre unvollkommene Entfaltung eine für ihre Größe wirksame Festigung.

Junge Blätter von *Curculigo* führen in lebendem Zustande Trockenbewegungen, ihrer Knospenlage entsprechend, aus. Diese treten auch ein, wenn man die Entfaltungszellen verletzt oder entfernt. Die Stelle, an der sie sich befinden, erscheint eben schon als Gelenkstelle bestimmt durch die nicht vollständig flache Ausbreitung der Spreite, durch die Lage der größeren mechanischen Elemente und nicht zuletzt durch ihre



Fig. 49.

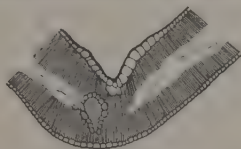


Fig. 50.



Fig. 50a.

Fig. 49. *Crinum Powellii*. Knospenlage. Vergr. 5:1.

Fig. 50, 50a. *Crinum Powellii*. Fig. 50 Entfaltungszellen an der Umbiegung des deckenden Randes. Vergr. 20:1. Fig. 50a Teil eines Querschnittes durch ein vollkommen entfaltetes Blatt. Vergr. 5:1.

geringere Blattdicke an diesen Punkten, die nur ein Drittel bis ein Viertel der Anzahl an Mesophyllschichten der übrigen Teile aufweist (Fig. 47a).

Die untersuchten Rollblätter der Amaryllidaceen, wie *Galanthus*, *Eucharis*, *Alstroemeria*, *Agave*, *Clivia* u. a. bilden keine besonderen Entfaltungsgewebe aus.

Bei den *Crinum*-Arten scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie bei *Albuca*. Wenn sich auch die Blätter in der Hauptsache durch Mithilfe aller Schichten entfalten, so erscheinen sie in mittlerer und oberer Blatthöhe meist so flach gerollt, daß zwei scharfe Knicke entstehen (Fig. 49), die die Ausbildung besonderer Entfaltungszellen notwendig machen. Zuerst vergrößern sich die an der Umbiegung des deckenden Randes gelegenen Epidermiszellen (die in der Richtung gegen den Rand zu sich befindenden am stärksten) (Fig. 50), und sobald sie genügend freien Raum geschaffen haben, auch jene an der des gedeckten. Eine weitere Ausbreitung des Blattes wird in der Folge noch dadurch bewirkt, daß an den abgespreizten Randteilen die über den Leitbündeln gelegenen Parenchym- und Epidermiszellen beträchtlich an Breite und Tiefe zunehmen (Fig. 50a).

Als Gelenke bei der Trockenbewegung können die Entfaltungszellen der Crinumblätter nicht in Betracht kommen. Lebende Blätter rollen sich bei Wasserverlust gleichmäßig nach oben ein.

Iridaceae.

Das Vorkommen von Entfaltungszellen bei Vertretern der Iridaceen mag durch ihr Auftreten bei *Homeria collina* belegt sein. Die Knospenlage der Blätter ist gefaltet, das Entfaltungsgewebe wird in der Medianen ausgebildet. Hier ist es in oberer Blatthöhe nur die hypodermale Schicht, die die Ausbreitung der Spreite herbeiführt, in mittlerer wirken aktiv Epidermis, Hypoderm und Parenchym.

Die Vergrößerung dieser 6—8 chlorophyllfreien hypodermalen Zellen, in tieferen Blattabschnitten noch der darunterliegenden chlorophyllarmen Parenchymzellen, ist eine äußerst beträchtliche, sowohl in der Quer- als auch in der Tiefenrichtung.

Homeria collina (mittlere Blatthöhe).

	Epidermiszellen		Entfaltungszellen der 2. Schicht		Entfaltungszellen der 3. Schicht	
	quer μ	tief μ	quer μ	tief μ	quer μ	tief μ
Vor Entfaltung . . .	16,98	15,57	19,81	19,81	25,47	28,30
Nach Entfaltung . .	19,81	15,20	45,28	99,05	42,45	124,52

Während im oberen Teile der Blätter der Öffnungswinkel, wohl wegen des Überganges zur ellipsoidalen Querschnittsform der Spitze, nur geringere Größe erreicht (Fig. 51), erzielt die Entfaltung im übrigen Teil einen solchen von 160° bis 170° (Fig. 52). Auf der Unterseite liegen dem Entfaltungspolster starke Sklerenchymmassen gegenüber, die bei der Bewegung der Laminahälften nach innen gedrückt werden und dadurch die zwischengelegenen 1—2 Parenchymschichten, oder wenigstens die oberste zusammenpressen, was sich äußerlich schon in einer medianen Eindellung der Unterseite kundtut.

Die Spreiten von *Homeria collina* falten sich bei Wasserverlust und breiten sich bei Wasserzusatz wieder aus. Tote Blätter verhalten sich ebenso, auch Querschnitte, deren Zellumen ganz geöffnet sind. Bei Töten oder Entfernen des Gewebepolsters findet die Faltung nicht statt. Da die Entfaltungszellwände ein anderes chemisches Verhalten zeigen als die übrigen Membranen, sich wie reine Zellulose färben, von Säuren viel schneller angegriffen werden, ein größeres Quellungs-

vermögen besitzen, so ist anzunehmen, daß die Schrumpfung der Entfaltungszellwände den aktiven Faktor der Trockenbewegung darstellt. Daß auch hier wie bei allen anderen Blättern der anatomische Aufbau, vor allem die Verteilung der mechanischen Elemente eine Grundlage des Zustandekommens der Trockenbewegung bildet, wie er es für die Entfaltungsbewegung bereits tat, ist selbstverständlich.

Bromeliaceae.

Bei den Bromeliaceen führt ein von der Ober- gegen die Unterseite proportional abgestuftes Wachstum aller Zellen zur Entfaltung. Dem Wassergewebe der Oberseite, das das ganze Blatt überzieht und einen beträchtlichen Teil der Blattdicke einnimmt, fällt hierbei naturgemäß die Haupt-



Fig. 51.

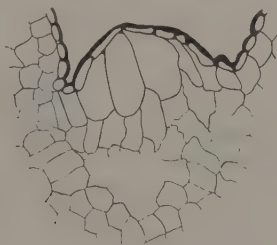


Fig. 51a.



Fig. 52.

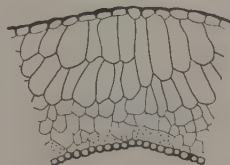


Fig. 52a.

Fig. 51, 51a. *Homeria collina*. Fig. 51 Querschnitt, nahe der Spitze eines geöffneten Blattes geführt. Vergr. 7:1. Fig. 51a Ausschnitt aus Fig. 51, medianes Entfaltungsgewebe. Vergr. 48:1.

Fig. 52, 52a. *Homeria collina*. Fig. 52 Querschnitt aus mittlerer Höhe eines vollständig geöffneten Blattes. Vergr. 5:1. Fig. 52a Ausschnitt aus Fig. 52, medianes Entfaltungsgewebe. Vergr. 48:1.

aufgabe zu. Als Entfaltungsgewebe ist es aber trotzdem nicht anzusprechen: seine Zellen bleiben im Knospenstadium gegenüber den übrigen durchaus nicht zurück, ihre Entwicklung ist eine vollkommen regelmäßige, auch zum Zeitpunkte der Ausbreitung der Spreite.

Velloziaceae.

Aus dieser Gruppe sei nur *Vellozia elegans* genannt. Die lederartigen, lanzettförmigen Blätter dieser Pflanze besitzen gefaltete Knospenlage. Ausgewachsene Spreiten erreichen eine durchschnittliche Länge von 12—14 cm; bei einer solchen von 7—8 cm findet unter normalen Umständen die Entfaltung statt. Werden die Kulturen besonders feucht gehalten, so erfolgt das Öffnen schon bei einer Höhe

von $\frac{3}{4}$ bis 1 cm. Es wird wieder durch ein medianes Entfaltungsgewebe erreicht. Epidermis und zwei darunterliegende chlorophyllfreie Mesophyllschichten bleiben während der Knospenlage im Wachstum zurück, um sich dann plötzlich, sowohl in der Quer- als auch in der Tiefenrichtung ansehnlich zu vergrößern (Fig. 53).

Vellozia elegans (untere Blatthöhe).

	Medianes Entfaltungsgewebe						Gewebe der Laminahälften							
	Epidermis der O.-S.		1. darunter- lieg. Schicht		2. darunter- lieg. Schicht		Epidermis der O.-S.		Hypoderm. Schicht		Parenchym- schicht		Epidermis der U.-S.	
	tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer
	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ
Vor Entfaltung	11,83	11,83	12,49	18,41	11,83	13,15	6,57	6,57	13,15	16,04	36,79	22,64	10,75	11,32
Nach Entfaltung	21,56	15,78	30,24	20,51	30,24	15,12	6,83	6,83	13,41	16,31	42,45	28,30	11,32	14,15

Die geringe Breitenzunahme der Zellen der Laminahälften während des Entfaltungsvorganges ist für diesen ohne Belang, da sie alle Schichten gleichmäßig betrifft, also keine Förderung der Oberseite und damit auch keine Biegung nach außen bewirkt. Für die einzelnen Blatthöhen ist die Breitenzunahme der Laminahälften eine verschiedene.

Vellozia elegans (Laminahälften).

	Kurz vor Entfaltung	Kurz nach Entfaltung
Untere Blatthöhe	9,5 mm	11,0 mm
Mittlere Blatthöhe	12,1 „	13,0 „
Obere Blatthöhe	7,1 „	7,7 „

Das unter den Entfaltungszellen gelegene Gewebe erfährt während der Ausbreitung der Spreite keine Größenveränderung, bildet somit die für das Zustandekommen der Bewegung notwendige feste Achse, deren Stabilität wie bei allen bisher erwähnten Faltblättern durch ein stark ausgebildetes mechanisches Element noch erhöht wird.

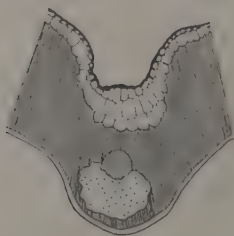


Fig. 53. *Vellozia elegans*.
Medianes Entfaltungszell-
polster. Vergr. 48:1.

Im Gegensatz zu den anderen Gewebepolstern wird hier während des Entfaltungsvorganges nicht nur die Außenmembran auffallend verstärkt, sondern sämtliche Wände der Entfaltungszellen. Letztere erweisen sich als Zellulosewandungen und sind ziemlich stark quellbar.

Dieser Umstand dürfte mit verantwortlich gemacht werden für die Trockenbewegungen, die selbst an toten Blättern und an Schnitten, deren Zellumen offen sind, auftreten. Er ist jedoch nicht allein maßgebend, da das Schließen und Öffnen der Spreite auch erfolgt, wenn das Entfaltungsgewebe durch Glühen zerstört oder entfernt wird. Der Hauptanteil an dem Zustandekommen der Bewegung ist den unter und neben dem Entfaltungspolster gelegenen Parenchymzellen zuzuschreiben.

Haemodoraceae.

Für das Vorhandensein von Entfaltungsgewebe bei Haemodoraceen bietet *Wachendorfia thyrsiflora* den Beweis. Das Blatt liegt in der Knospe eng gefältelt (Fig. 54). Es ist dies nicht eine Folge der Raumverhältnisse der jungen Spreite: auch Blätter, die von ihrer ersten Anlage am Vegetationspunkte an vollkommen frei sich ausbreiten konnten, erhielten sich nicht flach, sondern legten sich in Falten.

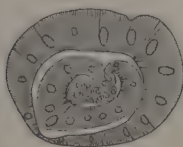


Fig. 54.

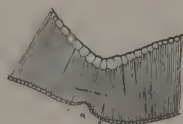


Fig. 55.

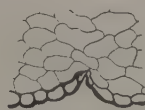


Fig. 55a.

Fig. 54. *Wachendorfia thyrsiflora*. Knospenlage des Blattes. Vergr. 5:1.
Fig. 55, 55a *Wachendorfia thyrsiflora*. Fig. 55 Entfaltungszellen an einer Knickstelle. Vergr. 27:1. Fig. 55a Ausschnitt aus Fig. 55. Vergr. 87:1.

Durch Vergrößerung der in den Knicken vorhandenen, vorher im Wachstum zurückgebliebenen Epidermiszellen findet auch hier das Öffnen der Spreite statt. Es ist kein vollkommenes, auch alte Blätter zeigen noch eine mehr oder minder weite Fältelung. Meist ist an den Biegungsstellen die Blattdicke geringer, wenn nicht, beteiligen sich hier auch die hypodermalen Zellen aktiv an der Entfaltung. Die übrigen unter diesen Entfaltungszellen sich befindenden Schichten bleiben unverändert, was wieder in einer Pressung der gegenüberliegenden Zellen der Unterseite zum Ausdruck kommt (Fig. 55). Die Anzahl der jeweiligen Entfaltungszellen ist nicht konstant, ihre Größe schwankt beträchtlich, ihre Außenmembran erscheint dicker als die der übrigen Epidermiszellen.

Die Blätter von *Wachendorfia* welken äußerst rasch; sie legen, von der Spitze an beginnend, ihre Falten enger. Tote Blätter führen keine Trockenbewegung aus. Die Messung der osmotischen Werte

gibt keinen Beweis für das Wirken der Entfaltungszellen als aktive Gelenke. Die Faltlage ist dem Blatte schon vorgezeichnet, durch seine Struktur und in der Hauptsache durch die auch im turgeszenten Zustande vorhandene Fältelung.

3. Enantioblastae.

Das Vorkommen von Entfaltungszellen ist ein bei Commelina-ceen und Tradescantiaceen gleich häufiges. Viele Variationen in der Ausbildung und Anordnung dieser Gewebe treten jedoch nicht auf. Das einfach gerollte Blatt entfaltet sich durch die Breitenzunahme aller Epidermiszellen, am äußeren Rande beginnend und zum inneren fortschreitend. Blätter, deren beide Laminahälften nach oben eingerollt sind, breiten sie gewöhnlich durch die von der Medianen gleichzeitig nach den beiden Rändern sich fortsetzende Vergrößerung der Epidermiszellen (Fig. 56, 57) aus. An etwa entstehenden Knicken bleiben diese Zellen im Wachstum zurück, um zu einem späteren

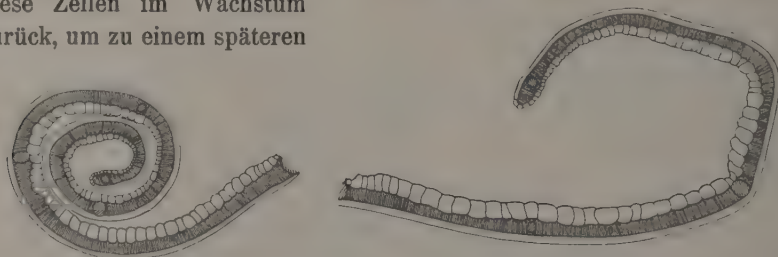


Fig. 56, 57. Entwicklungsstadien einer Tradescantiacee. Vergr. 16:1.

Zeitpunkte, ähnlich wie bei *Fuirena*, durch ihre besondere Breiten- und Tiefenzunahme die Geradestreckung jener Stellen zu bewirken. Bei *Commelina coelestis*, *Tinantia fugax* u. a. sind in der Knospenlage wohl die beiden Laminahälften eingerollt, das mediane, gewöhnlich gerade Stück ist hier aber geknickt. Es bildet sich in diesen Fällen dann zu beiden Seiten der Mittelrippe ein mehrschichtiges, aus Epidermis und 1—2 Hypodermisichten bestehendes Gewebepolster aus.

Tradescantia virginiana, deren Knospenlage ebenfalls gerollt ist, vergrößert erst die Epidermiszellen der Oberseite der beiden Spreitenhälften, bis die Faltlage des Blattes erreicht ist. Gegen die Blattmitte hin erstreckt sich diese Vergrößerung nicht nur auf die Epidermiszellen, sondern es kommt zwischen den primären Leitbündeln durch Beteiligung der chlorophyllfreien hypodermalen Schicht zur Ausbildung von Entfaltungszellpolstern; deren Wachstum dauert noch nach Geradestreckung der Laminahälften an, so daß eine Überbiegung nach unten zustande-

kommt. Das vollständige Ausbreiten des Blattes wird dann durch Entwicklung der medianen, im Durchschnitt dreischichtigen Gewebepolster erreicht.

Der Entfaltungsvorgang von *Cyanotis zebrina* weicht insofern ab, als die beteiligte 2. Schicht nicht dem Mesophyll entstammt, sondern aus der Epidermis durch perikline Teilungen hervorgeht (vgl. Pfitzer, Hautgewebe VII, S. 37).

Die Blätter der *Commelina*- und *Tradescantia*-Arten rollen sich bei Wasserverlust ein, infolge früherer und stärkerer Schrumpfung der als Wasserspeicher funktionierenden Epidermis der Oberseite. Wo die Mittelrippe besonders stark ausgebildet ist, wie im mittleren und unteren Teile von *Tradescantia virginiana*, findet Faltung statt. (Die Spitze, in der das mediane mechanische Element nicht so ausgeprägt ist, rollt sich ein). Bei Entfernung sämtlicher Entfaltungszellager bleibt das Blatt flach, schrumpft nur zusammen. Werden die seitlichen Polster entfernt, findet bloß ein Zusammenklappen der medianen Partie statt, die beiden Laminahälften verändern sich in ihrer Lage kaum. Wird das mediane Entfaltungsgewebe entfernt, so ergibt sich ein weniger scharfes Falten, manchmal unsymmetrische Faltung.

Nimmt man die Oberseitenepidermis von Blättern weg, bei denen sie allein und in ihrer Gesamtheit als Entfaltungsgewebe funktioniert, so findet bei Wasserverlust ebenfalls Einrollung nach oben, ja noch viel rascher statt. Zieht man die Epidermis der Unterseite ab, so ergibt sich Einrollen nach unten. Beide Fälle weisen auf erleichterte Austrocknungsmöglichkeit auf der verletzten Seite hin. Beseitigt man beide Epidermen einer Spreite, so rollt diese sich wieder nach oben ein.

Da tote Blätter auf Änderung der Feuchtigkeitsverhältnisse nicht reagieren, mit Glyzerin behandelte Schnitte sich einrollen, bzw. falten, scheinen dem Vorgange Turgorschwankungen zugrunde zu liegen; die Bewegung dürfte eine Folge von Turgor und Blattbau sein, wobei ersterer als auslösender, letzterer als richtunggebender Faktor anzusehen ist. Daß die Entfaltungszellen dabei als Gelenke in Betracht kommen können, liegt im Wesen der Blattstruktur, die zum Teil wieder ein Resultat des Entfaltungsvorganges ist, begründet.

4. Spadiciflorae.

Typhaceae.

Die Knospenlage der Typhaceen ist eine solche, die von vorne herein die Bildung eines besonderen Entfaltungsgewebes ausschließt.

Pandanaceae.

Die Faltblätter der Pandanaceen weisen durchwegs typische Entfaltungszellen auf. Ihre Ausbildung ist eine bei allen Vertretern im wesentlichen gleichartige. Die Oberseite der Spreiten zeigt ein aus Epidermis und Hypoderm gebildetes Wassergewebe, dessen medianer Teil in der Knospenlage im Wachstum zurückbleibt, um durch seine spätere Vergrößerung die Entfaltung herbeizuführen. Aktiv sind hieran 2 Hypoderm- und 3—4 Parenchym-schichten, die äußerst chlorophyllarm werden, beteiligt. Die Epidermis und auf mittlerer und unterer Blatthöhe noch die erste Hypodermis folgen passiv dem Drucke der inneren Zellagen, werden in der Querrichtung gedehnt, in der Tiefenausdehnung zusammengedrückt. Die Elastizität jener Gewebe zum Zeitpunkt der Entfaltung ist ziemlich groß. Bei Plasmolysieren kann eine anfängliche Verkürzung und spätere Wiederdehnung der Querwände von etwa 4—8% festgestellt werden.

Das Elastizitätsmodul schwankt zwischen $E=80,2$ und $E=125,0$ pro qmm.

Die Gesamtanordnung der trapezoidförmigen Entfaltungszellen ist wieder eine keil-, bzw. fächerförmige, so daß die Wachstumswirkung der einzelnen Zellen noch erhöht wird (Fig. 58).

Die unter dem Entfaltungsgewebe gelegenen Schichten bleiben

Fig. 58. *Pandanus pacificus*. Querschnitt durch den medianen Teil eines bereits geöffneten Blattes auf oberer Höhe. Vergr. 64:1.

während des Öffnungsvorganges unverändert in ihrer Größe. Ein Zusammenpressen der Zellen der Unterseite findet, soweit rechts und links unter

***Pandanus pacificus* (mittlere Blatthöhe).**

		Aktives Entfaltungsgewebe															
		Epidermis der O.-S.		1. Hyp. Sch.		2. Hyp. Sch.		3. Hyp. Sch.		1. Par. Sch.		2. Par. Sch.		3. Par. Sch.		4. Par. Sch.	
		tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer
		μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ
Vor																	
Entfaltung . .		8,49	8,49	14,15	19,81	16,98	31,13	28,30	39,62	42,45	39,62	50,94	48,11	50,94	28,30	42,45	28,30
Nach																	
Entfaltung . .		5,66	9,90	9,90	22,64	19,81	33,96	56,60	42,45	113,20	42,45	84,90	48,11	84,90	28,30	56,60	28,30

dem Gewebepolster mechanische Elemente gelagert sind, zwischen diesen, außerdem zu beiden Seiten der medianen, durch mehrere kleinere Sklerenchymstränge gefestigten Kuppe statt. Ähnlich wie bei *Vellozia* zeigt sich auch hier ein gleichmäßiges geringes Wachstum aller Schichten der Spreitenhälften, durch das aber, da keine Förderung der Oberseite besteht, die Entfaltung nicht unterstützt wird.

Bei Wasserverlust nehmen die Pandanaceen sehr schnell die Knospenlage ein und breiten sich bei Benetzung wieder aus. Vollkommen vertrocknete Blätter bleiben auch bei tagelangem Liegen in Wasser, ebenso bei Behandlung mit KOH, HCl oder H_2SO_4 geschlossen. Durch Chloroform getötete Spreiten falten sich, wenn sie trockener Luft ausgesetzt werden, nur sehr langsam. Bei Austrocknen nach Behandlung mit absolutem Alkohol bleiben die Blätter flach.

Palmae.

Was die Palmen betrifft, so stellten bereits Goebel und Eichler in den Innenwinkeln der Faltkanten Gewebe fest, die das Ausbreiten der Blattteile bewirken. Naumann machte 2 Jahre später auf ihre große Ähnlichkeit mit den von Tschirch beschriebenen Gelenkpolstern der Gräser aufmerksam, betrachtete aber den Mechanismus des Auffaltens als noch nicht völlig klargelegt. Nachdem auch Koop die Art und Weise der Wirksamkeit des „Schwellgewebes“ als offene Frage ansah, stellte Rudolph in seiner Abhandlung über die Entfaltungseinrichtungen an Palmenblättern fest, daß das Gewebe nicht nur in seinem äußeren Bild sondern auch in seiner Entstehung vollständig mit den Gelenkzellen der Gräser übereinstimme, „daß auch hier das Aufschwellen wohl von Anfang an auf Wachstumsvorgängen beruht“.

Wie bei den übrigen Familien, so konnte auch bei dieser festgestellt werden, daß durch die durch Knospenverhältnisse geschaffene Lage einzelne Zellen oder Zellkomplexe im Wachstum behindert werden, dieses aber dann plötzlich nachholen und durch den damit verursachten Druck eine Lagenänderung der anderen Blatteile herbeiführen. Naumann wies schon darauf hin, daß „zu Beginn seiner Entwicklung das Gewebe von den übrigen Zellen nicht zu unterscheiden ist“. Doch sehr bald, lange vor der Ausbreitung der Blätter, treten Differenzierungen auf, die nicht nur die Größe, was ja in Anbetracht der Raumverhältnisse selbstverständlich ist, sondern auch die Form betreffen. Die Höhe der aus dem Mesophyll hervorgehenden Entfaltungszellen erfährt eine mehrfache Fächerung. Die erst quadratische Querfläche der Tochterzellen nimmt mehr breittrapezoidförmige Gestalt an. Das

Breiten- und Tiefenwachstum der einzelnen Mesophyllzellen, in seiner absoluten wie relativen Größe, dann auch die gleichzeitig auftretenden Zellwandbildungen, d. h. also die Form- und Größengestaltung der einzelnen Zelle wie des ganzen Zellkomplexes stellt sich als Resultante dar aus Wachstumsstreben und der jeweiligen Richtung des geschaffenen Gegendruckes.

Die Vergrößerung der Grundgewebezellen tritt an den seitlichen Rändern, also an den relativ freiesten Punkten, zuerst auf, dann in der Mitte des Knickes, wo sie am längsten und intensivsten zum

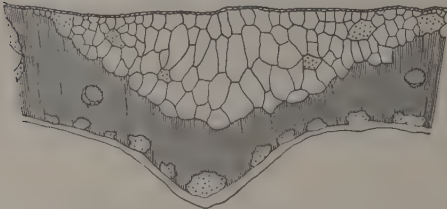


Fig. 59.

Fig. 59. *Phoenix dactylifera*. Medianes Gewebepolster aus dem oberen Drittel einer entfalteten Blattfieder. Vergr. 64:1.

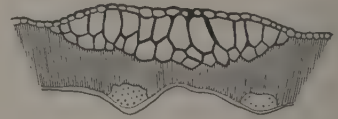


Fig. 60.

Fig. 60. *Sabal longepedunculatum*. Entfaltungsgewebe aus oberer Höhe eines jungen Blattes. Vergr. 64:1.

Ausdruck kommt. Die Epidermiszellen nehmen, wie auch die Untersuchungen Rudolphs ergaben, an dem Wachstum des Entfaltungsgewebes nicht aktiv Anteil, sondern werden passiv gedehnt. Das aktive Entfaltungsgewebe ist also auch hier, ähnlich den Pandanaceen, rein hypodermal.

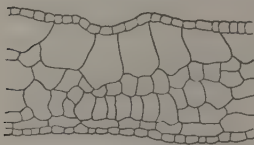


Fig. 61. *Caryota plumosa*.
Vergr. 64:1.

Die Entfaltungszellen sind wieder chlorophyllfrei, in tieferen Lagen manchmal, soweit eben Parenchymzellen vorliegen, chlorophyllarm. In das Gewebepolster eingefügte Sklerenchymbündel (Fig. 59) erhöhen, wie bei verschiedenen Pandanaceen, dessen

Festigkeit. Raphidenbündel kommen häufig vor. Die Membranen der Entfaltungszellen können oft außerordentlich an Dicke im Laufe der Entwicklung zunehmen (Fig. 60), doch ist ihre Kutinisierung mit Ausnahme der Außenwand selten. Im Durchschnitt sind sie, wie auch Rudolph feststellte, aus reiner Zellulose aufgebaut.

Die Zahl der an der Entfaltung beteiligten Gewebeschichten ist meist eine ansehnliche, nur selten, wie bei *Caryota* (Fig. 61) eine einzelne. Die Größe des Gewebepolsters hängt eben mit dem Bau und der Stärke der ganzen Spreite zusammen. Sie nimmt durchwegs von der Basis gegen die Spitze der Blattfiedern ab (Fig. 62, 63).

Bei gefältelten Blättern zeigen sich oft die Gewebepolster der mittleren Knickstellen kräftiger entwickelt als die der randlichen. Häufig besteht eine Förderung des Entfaltungsgewebes der Ober- gegenüber dem der Unterseite oder umgekehrt. Bei den jungen, noch ungeteilten Blattspreiten von Fiederpalmen ergibt sich als erstes Entfaltungsstadium die Entwicklung der Entfaltungszellen der Oberseite, wodurch sich ein Überbiegen des Blattes nach unten zeigt, erst dann tritt eine Förderung der Gewebe der Gegenknicke ein, die eine flache Ausbreitung der Lamina herbeiführt, wie es bei den gefältelten Spreiten von *Panicum* und *Curculigo* der Fall ist.

Die Anordnung der Entfaltungsgewebe bei den einzelnen Palmengruppen wurde wiederholt, in be-

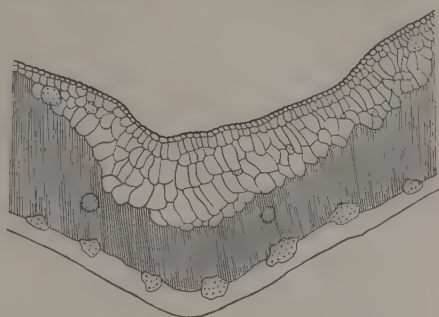


Fig. 62.

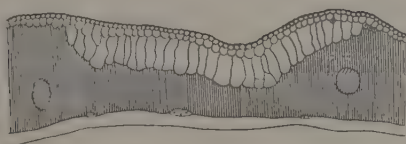


Fig. 63.

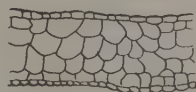


Fig. 64.

Fig. 62. 63. *Phoenix Roebeleni*. Fig. 62 Entfaltungszellpolster aus dem unteren Teile der Blatthöhe. Vergr. 64:1. Fig. 63 Entfaltungszellpolster aus dem oberen Teile der Blatthöhe. Vergr. 64:1.
Fig. 64. *Chamaedorea elegans*. Querschnitt aus oberer Höhe einer Blattfieder. Vergr. 95:1.

sonders eingehender Weise von Rudolph und Koop, untersucht, so daß sich eine Besprechung an dieser Stelle erübrigen dürfte.

Hingewiesen sei lediglich nur noch auf *Chamaedorea*, bei deren Blattfiedern von den erwähnten Forschern ein Zurücktreten des Gewebepolsters konstatiert wurde. Die Ausbreitung der gefältelten Blattteile erfolgt hier eben durch ein von der Außenbiegung gegen die Innenseite des Knickes proportional gesteigertes Wachstum. Da es sich aber um Öffnung einer scharfen Falte handelt, so muß auch hier, der Zellage und der Richtung des auszuübenden Druckes gemäß, die Art der Streckung jeder einzelnen Zelle zu einem leichten Konvergieren aller führen (Fig. 64).

Bedeutung für das ausgewachsene Blatt wurde dem Entfaltungsgewebe der Palmen nur infolge seiner Wasserspeicherung und dem damit verbundenen Vermögen, die Festigkeit der Spreite zu erhöhen, beigemessen, die Wirkung als Gelenke bei den Bewegungen vollkommen entwickelter Blätter außer acht gelassen. Die meisten Palmenblätter, bzw. Blattsegmente falten sich bei Wasserverlust und breiten sich bei Befeuchtung wieder aus. Erwähnt sei hier nur das Verhalten der Blattiefern von *Phoenix dactylifera*, die auf Feuchtigkeitsverhältnisse relativ rasch reagieren. Auch tote Blätter vermögen die Bewegungen auszuführen. Daß die Quellung und Schrumpfung von Membranen als Ursache anzusehen ist, beweist das Verhalten von dünnen Querschnitten,

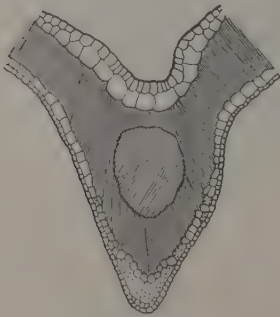


Fig. 65.

Fig. 65. *Carludovica palmata*. Vergr. 48:1.
Fig. 66. *Spathicarpa sagittifolia*. Knospenlage der Spatha. Vergr. 5:1.



Fig. 66.

deren Zellumen geöffnet sind. Zerstört man das Entfaltungsgewebe, so kommt die Bewegung nicht zustande, ebenso nicht, wenn man die medianen mechanischen Elemente der Unterseite entfernt. Die Gelenkwirkung der Entfaltungszellen scheint sonach im allgemeinen Aufbau des Blattes begründet zu sein.

Cyclanthaceae.

Auch die nahe verwandten Cyclanthaceen besitzen in den Innenwinkeln der Faltkanten typische, aus Epidermis und Hypoderm bestehende Entfaltungsgewebe, bei denen sich jedoch auch erstere aktiv an dem Ausbreitungsvorgange beteiligt (Fig. 65).

Araceae.

Innerhalb der Familie der Araceen scheint die Blattform durchwegs unter aktiver Anteilnahme sämtlicher Zellen vor sich zu gehen. Doch konnten bei einigen Hochblättern auch besondere Entfaltungsgewebe nachgewiesen werden.

So bei *Spathicarpa sagittifolia*. Die Spatha ist in der Knospenlage gerollt (Fig. 66). Als erster Entfaltungsschritt zeigt sich die Geradestreckung der beiden Laminahälften, bewirkt durch gegen die Oberseite gesteigertes Wachstum der Zellen. Doch erscheint das Blatt an der Mittelrippe noch stark geknickt. Die vollkommen flache Ausbreitung wird durch die der Verwachsungsstelle des Blütenkolbens be-

nachbarten Epidermis- und die darunter gelegenen ein bis zwei chlorophyllfreien Diachymzellen erreicht. Ihre beträchtliche Längen- und Breitenzunahme ergibt das übliche Bild eines Entfaltungspolsters

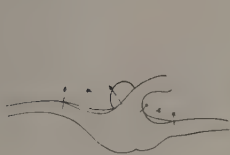


Fig. 67.



Fig. 67a.

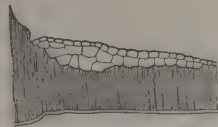


Fig. 67b.

Fig. 67, 67a, 67b. *Spathicarpa sagittifolia* Fig. 67 flach ausgebreitetes Hochblatt. Vergr. 5:1. Fig. 67a und 67b Ausschnitte aus Fig. 67, Entfaltungszellgewebe zu beiden Seiten der Verwachsungsstelle. Vergr. 20:1.

(Fig. 67a, b). Das Wachstum der Zellen der Laminahälften ist nun weiterhin ein gegen die Oberseite gefördertes, so daß es zu einer konvexen Biegung der Spreite nach unten führt. Bei Vertrocknen der Blütenstände faltet sich die Spatha (Fig. 68), da die neben der Verwachsungslinie gelegenen Gewebe der Oberseite zuerst zu schrumpfen beginnen (Fig. 68a). Erst später tritt dies auch bei den Zellen des übrigen Blatteiles ein, manchmal, jedoch nicht immer, erfolgt ein leichtes Einrollen der Ränder.



Fig. 68.



Fig. 68a.

Schneidet man ein frisches Hochblatt ab und läßt es trocknen, so zeigt sich weder Faltung noch Einrollung.

Bei *Pinellia tuberifera* funktionieren im oberen Teile des Hochblattes die Epidermis der Blattoberseite und die darunterliegende Schicht als Entfaltungsgewebe.

Fig. 68, 68a. *Spathicarpa sagittifolia*. Fig. 68 Faltlage der Spatha bei Vertrocknen der Blütenstände. Vergr. 5:1. Fig. 68a Ausschnitt aus Fig. 68, Schrumpfen der Zellen an den Faltstellen. Vergr. 48:1.

Pinellia tuberifera (oberer Teil des Hochblattes).

	Epidermiszellen d. Oberseite		Zellen der 1. Mesoph.-Schicht der Oberseite		Zellen der 2. Mesoph.-Schicht der Oberseite		Zellen der 3. Mesoph.-Schicht der Oberseite	
	quer	tief	quer	tief	quer	tief	quer	tief
	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ	μ
Vor Entfaltung	62,26	33,96	56,60	39,62	84,90	42,45	99,05	56,60
Nach Entfaltung	70,75	36,79	62,26	48,11	87,73	50,94	99,05	56,60

Das Blatt ist ursprünglich gerollt (Fig. 69a). Mit der Reife der männlichen Blüten vollzieht sich das Öffnen des oberen Teiles der Spreite (Fig. 69b).

Die übrigen Zellreihen haben an dem Entfaltungsvorgange keinen aktiven Anteil. Eine Förderung des Höhenwachstums der Zellen gegen die Unterseite führt dann noch zu einer leicht konkaven Krümmung der Oberseite in longitudinaler Richtung (Fig. 69c). Bei Vertrocknen der männlichen Blütenstände kommt es zu einer Einrollung des entfalteten oberen Blatteiles (Fig. 69d).

Gleichzeitig findet ein Öffnen des unter der Einschnürung gelegenen, noch gerollten statt, infolge der durch die Ver-

größerung des Fruchtstandes hervorgerufenen Dehnung.

Bei Nichtbefruchtung und bei Verkümmern der Samenanlagen bleibt der untere Abschnitt der Spatha geschlossen.

Wird der obere Teil frischer Hochblätter abgeschnitten und trockener Luft ausgesetzt, so rollt er sich sehr schnell ein und breitet sich bei Wiederbefeuchtung, so lange die Zellen lebend sind, wieder aus.

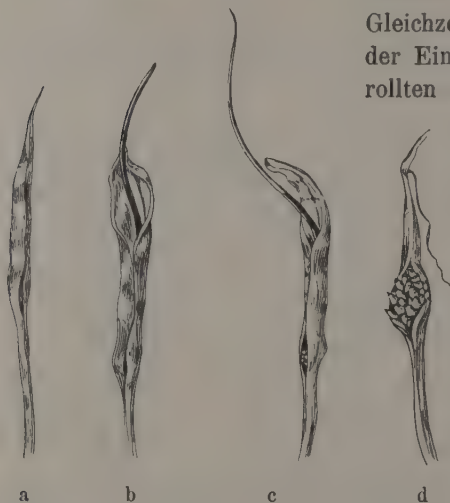


Fig. 69a—d. *Pinellia tuberifera*. Entwicklungsstadien des Hochblattes. $\frac{1}{2}$ nat. Größe.

5. Scitamineae.

Bei den Musaceen und Zingiberaceen, wie bei den Cannaceen und Marantaceen kann das Wassergewebe der Oberseite als Entfaltungsgewebe funktionieren; die übrigen Schichten gleichen sich zum Teil durch Dehnung, hauptsächlich aber durch Bildung von Interzellularen an.

Als Beispiel sei *Canna flaccida* erwähnt (Fig. 70).

Im obersten Teile des Blattes wirkt nur die hypodermale Schicht aktiv, die Epidermis folgt passiv dem Drucke. Wird gegen Beendigung des Entfaltungsvorganges die Epidermis an diesen Stellen abgelöst, so zieht sie sich in der Querrichtung zusammen. Proben an tieferen Blattohöhen zeigen dieses Ergebnis nicht. Das Dehnungsvermögen der Epidermis ist in diesem Stadium recht ansehnlich, was aus Messungen der

***Canna flaccida* (mittlere Blatthöhe).**

	Epidermiszellen der Oberseite		Wassergewebezellen der Oberseite	
	quer	tief	quer	tief
	μ	μ	μ	μ
Vor Entfaltung	3,41	1,31	5,78	7,89
Nach Entfaltung	3,68	1,57	8,41	9,20

Membranen beim Plasmolysieren und aus der Höhe des Elastizitätsmoduls, der zwischen $E = 179,2$ und $E = 225,10$ pro qmm schwankt, hervorgeht.

Die Vergrößerung der beteiligten Zellen ist basalwärts beträchtlicher, stets aber in der medianen Partie bedeutender als gegen die Blattränder hin. Dort kommt es nicht selten durch tangential Teilung der zwischen den großen Leitbündeln gelegenen hypodermalen Zellen zu ausgesprochenen Polsterbildungen.

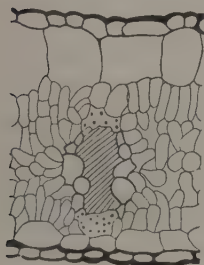


Fig. 70. *Canna flaccida*. Teilstück eines Querschnittes aus dem oberen Drittel der Blatthöhe. Vergr. 115:1.

Wurde das Wassergewebe bei noch nicht entfalten Blättern durch Ritzen mit einem scharfen Messer oder durch Bestreichen mit einer glühenden Nadel zerstört, so breitete sich dennoch die Spreite aus. In ersterem Falle zeigte es sich wieder-



Fig. 71. *Canna flaccida*. Teilstück eines Querschnittes durch ein verletztes Blatt nach der Entfaltung. Vergr. 63:1.

holt, daß nicht die Epidermiszellen, sondern nur die darunter gelegenen Wassergewebezellen verletzt waren. In diesem Falle vergrößerten sich die Epidermiszellen in der Tiefenausdehnung bedeutender als normalerweise.

Wurde, was durch leichtes Bestreichen mit der glühenden Nadel eintrat, nur die Epidermis vernichtet, so ergaben die Wachstumsmessungen bei der hypodermalen Schicht keinen deutlichen Unterschied gegenüber denen der unverletzten Blätter. Wurden Epidermis und Hypoderm zerstört, so konnte ein anormales Wachstum der obersten, manchmal der zwei obersten chlorophyllhaltigen Schichten festgestellt werden. In besonderem Maße betraf es dann stets die neben den großen Leitbündeln gelegenen Zellen, bei denen auch Teilungen parallel der Wundfläche eintraten (Fig. 71).

Die Spreiten von *Canna flaccida* reagieren wie die der übrigen Scitamineen auf Feuchtigkeitsschwankungen. Entsprechend der stark ausgebildeten Mittelrippe rollen sich beide Blatthälften symmetrisch ein. Auch durch Chloroformdämpfe getötete Blätter verhalten sich so, wenn sie trockener Luft ausgesetzt werden. Schnitte durch die gerollten Spreiten weisen in beiden Fällen das gleiche Bild auf: starke Schrumpfung des Wassergewebes, besonders auf der Oberseite, und nur geringe Veränderung der parenchymatischen Schicht. Die Außenmembran der Oberseite erscheint stark gefältelt, die übrigen Membranen des Wassergewebes zeigen sich dünn: im Mittel $1,4-2,1 \mu$ gegen $2,83 \mu$ im frischen Zustande.

Setzt man diesen Schnitten Wasser zu, so nimmt man fast momentan das Aufquellen der Membranen wahr, der Schnitt entrollt sich und sieht aus, als wäre er von einem frischen Blatte genommen.

Farbenreaktionen zufolge ist das Wassergewebe mit Ausnahme der Außenwand und zum Teil noch der Seitenwände der Epidermis aus Zellulose aufgebaut. Jene sind stark kutinisiert, die Außenmembran besitzt in der Mittellamelle Pektin.

Da der Entfaltungsvorgang auch bei der Benetzung der dünnsten Schnitte stattfindet, dürften Inhaltskörper der Zellen als Ursache der Quellung nicht in Betracht kommen. Im übrigen finden sich als solche nur Anhäufungen von öartigen Tröpfchen, die sich mit Sudanglyzerin rötlich färben, gegen Alkohol, Äther, Eisessig und Schwefelsäure äußerst widerstandsfähig sind, in Kalilauge sich fast momentan auflösen.

6. Orchidaceae.

Die Verbreitung der Entfaltungsgewebe bei den Orchideen scheint der innerhalb der Glumifloren nur sehr wenig nachzustehen. Entfaltungszellen finden sich bei Blättern mit duplikativer, wie auch bei solchen mit konvolutiver und duplikativ-konvolutiver Knospenlage.

Cymbidium ensifolium zeigt gefaltete Knospenlage. Die Ausbreitung der Spreite erfolgt in oberer Blatthöhe durch Vergrößerung der in der Medianen gelegenen Epidermiszellen, sowohl in der Queral- als auch in der Tiefenrichtung. Es erscheint der Öffnungswinkel, gemäß der anfänglichen Trapezoidform der Zellen, als

$$f(s, h)$$

(Fig. 72). Auf mittlerer Blatthöhe teilen sich die Epidermiszellen kurz vor der Entfaltung antiklin. Ihr Wachstum und das der chlorophyllfreien hypodermalen Zellen führt zur Öffnung der Spreite (Fig. 73). Gegen die Basis hin ist meist auch noch eine Parenchymschicht an der

Entfaltung beteiligt, die in diesem Falle dann äußerst chlorophyllarm ist (Fig. 74). Das Tiefenwachstum der Epidermis ist hier bedeutend geringer als in höheren Blattabschnitten.

Auch bei den in der Knospelage gefalteten *Maxillaria*-Arten bewirkt eine mediane Polsterbildung, hervorgehend aus Epidermis und Hypoderm, in oberer Blattoberfläche nur aus letzterem, das Aus-

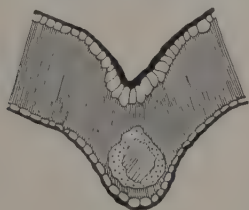


Fig. 72.

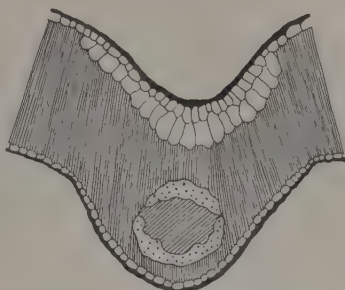


Fig. 73.

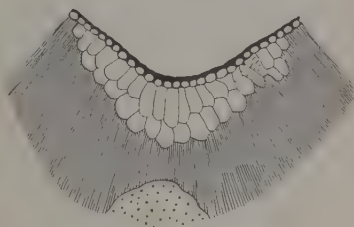


Fig. 74.

Fig. 72—74. *Cymbidium ensifolium*. Fig. 72 medianes Entfaltungsgewebe bei eben beendeter Entfaltung auf oberer, Fig. 73 auf mittlerer, Fig. 74 auf unterer Blattoberfläche. Vergr. 64:1.

breiten des Blattes. Soweit Parenchymzellen sich an der Entfaltung beteiligen, erscheinen sie äußerst chlorophyllarm und sind fächerförmig angeordnet (Fig. 75). Auch hier gewinnt basalwärts das Entfaltungsgewebe an Umfang (Fig. 76, 76a).



Fig. 75.

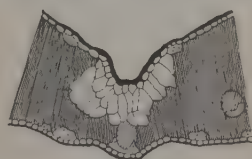


Fig. 76.

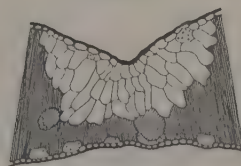


Fig. 76a.

Fig. 75. *Maxillaria lepidota*. Entfaltungspolster im oberen Teile des Blattes. Vergr. 48:1.
Fig. 76, 76a. *Maxillaria tenuifolia*. Fig. 76 Querschnitt aus dem oberen, Fig. 76a aus dem unteren Teile der Spreite. Vergr. 48:1.

Ähnliche Verhältnisse sind bei dem medianen Polstergewebe der *Oncidium*-Arten anzutreffen. Der hypodermalen Schicht fällt auf allen Blatthöhen die Hauptanteilmahme an der Entfaltung zu (Fig. 77).

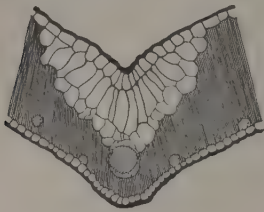


Fig. 77.

Fig. 77. *Oncidium longipes*. Entfaltungsgewebe auf mittlerer Blatthöhe. Vergr. 48:1.

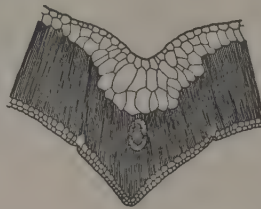


Fig. 78.

Fig. 78. *Masdevallia Houtteana*. Mediane Partie eines Querschnittes aus dem oberen Drittel der Lamina. Vergr. 20:1.

Bei dem Faltblatt von *Masdevallia* führt das Wachstum der Epidermis- und der Hypodermzellen der Laminahälften eine leichte Biegung nach außen herbei. Durch Teilung der in der Medianen gelegenen Hypodermzellen und ihre und der darüber-

liegenden Epidermiszellen Vergrößerung erfolgt die vollkommene Ausbreitung der Spreite (Fig. 78).

Das Faltblatt von *Miltonia* erfährt seine Öffnung durch entsprechende Wachstumsgröße und Wachstumsrichtung des in der Mittellinie des Blattes gelegenen Wassergewebes. Aktiv beteiligen sich an der Entfaltung nur die hypodermale Schicht und in geringer Weise die darunterliegenden Parenchymzellen.

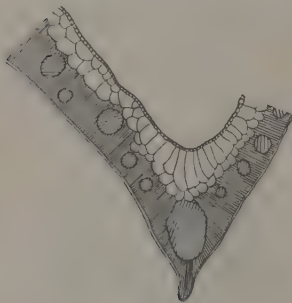


Fig. 79.

Fig. 79. *Miltonia vexillaria*. Vergr. 27:1.

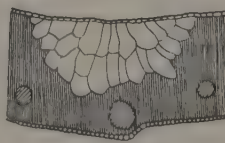


Fig. 80.

Fig. 80. *Eria biflora*. Obere Blatthöhe. Vergr. 27:1.

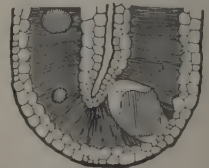


Fig. 81.

Fig. 81. *Coelogyne fimbriata*. Faltstelle kurz vor Ausbreitung der Spreite. Vergr. 48:1.

Die Epidermis wird, ähnlich wie bei vielen Palmen, nur passiv gedehnt (Fig. 79).

Bei dem Faltblatt von *Eria biflora* bewirken die in der Medianen sich befindenden Epidermiszellen mit 2—3 darunterliegenden Parenchymschichten, in oberer Blatthöhe diese allein, die Ausbreitung. Diese sind

äußerst chlorophyllarm, führen zum Teil Leukoplasten und weisen in ihrer Anordnung die übliche Fächerform auf (Fig. 80).

Coelogyne fimbriata besitzt gefaltete Knospenlage, stellt somit für Pfitzers Gruppierung der Orchideen, die die *Coelogyne* durchwegs zu den *Convolutae* rechnet, eine Ausnahme dar. Die im Wachstum anfänglich zurückbleibenden Epidermis- und Hypodermzellen der

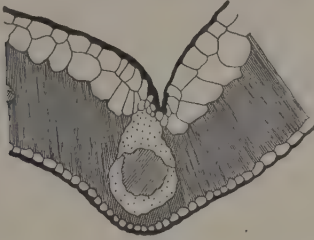


Fig. 82.

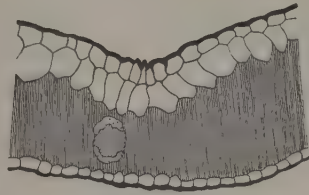


Fig. 82a.

Fig. 82, 82a. *Coelogyne fimbriata*. Fig. 82 Faltstelle kurz nach beendeter Öffnung des Blattes auf mittlerer Höhe. Fig. 82a nahe der Spitze. Vergr. 48:1.

Faltlinien (Fig. 81) erreichen durch ihre spätere Vergrößerung, die auf unterer und mittlerer Blatthöhe zu beiden Seiten des hier mächtig ausgebildeten Leitbündels am bedeutendsten ist, Ausbreitung der Spreite (Fig. 82, 82a).

Die *Coelogyne*-Arten mit gerollter Knospenlage entfalten ihre Blätter unter Förderung der gesamten Oberseite, was sich besonders in dem Wachstum der Epidermis und des Hypoderms, die zusammen $\frac{1}{3}$ bis $\frac{2}{5}$ der Blattdicke einnehmen, auswirkt.

Eria javanica, die ebenfalls den anderen *Eria*-Arten gegenüber eine Ausnahme darstellt, und gerollte Knospenlage besitzt (Fig. 83), breitet ihre Spreite durch gegen die



Fig. 83.

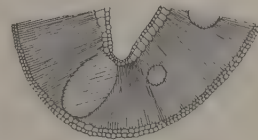


Fig. 83a.

Fig. 83, 83a. *Eria javanica*. Fig. 83 Knospenlage. Vergr. 5:1. Fig. 83a Umbiegungsstelle, kurz vor dem Öffnen des Blattes. Vergr. 27:1.

Oberseite gesteigertes Wachstum aller Zellen aus. Soweit die Spitze des Blattes in der Knospenlage eine scharfe Umbiegung zeigt, bleiben an diesen Stellen (Fig. 83a) Epidermis und Hypoderm im Wachstum zurück, um dann, wenn die übrigen Zellen annähernd ihre endgültige Größe erreicht haben, als charakteristische Entfaltungszellen zu fungieren.

Wo an dem gerollten Blatt von *Lycaste* enge Biegungsstellen bestehen, werden mit der Epidermis die darunterliegenden Parenchym-

zellen zu typischen Entfaltungszellen (Fig. 84). Sie zeichnen sich durch große Chlorophyllarmut und durch ihre Fächerstellung aus. Befindet sich an der Biegungsstelle ein großes mechanisches Element, so bildet sich zu dessen beiden Seiten Entfaltungsgewebe (Fig. 84 a).

Bei der in der Knospenlage gerollten und zugleich gefältelten Spreite von *Chysis* erzielen die an den Knickstellen der Ober- und



Fig. 84.

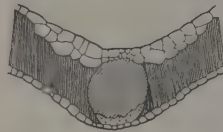


Fig. 84a.

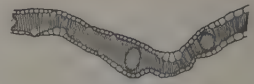


Fig. 85.

Fig. 84 und 84a *Lycaste xytriophora*. Vergr. 48:1.

Fig. 85. *Chysis laevis*. Teilstück eines Querschnittes durch ein eben entfaltetes Blatt auf mittlerer Höhe. Vergr. 20:1.

Unterseite sich befindenden Epidermiszellen durch ihr entsprechendes Wachstum das Öffnen (Fig. 85).

Das gefaltet-gerollte Blatt von *Pholidota ventricosa* (Fig. 86) leitet die Entfaltung durch Breiten- und Tiefenwachstum der Epidermis- und Hypodermiszellen der äußersten Innenknicke ein (Fig. 86 a). Dann erfolgt die entsprechende Öffnung der Außen-, dann der übrigen Innenknicke, von den Rändern gegen die Mitte fortschreitend.



Fig. 86. *Pholidota ventricosa*. Knospenlage. Vergr. 5:1.

In *Dendrochilum setipes* und anderen *Dendrochilum*-Arten bietet sich eine Parallele zu dem für die Gramineen typischen Entfaltungsvorgang. Die Lamina, die auch hier auf der Oberseite tief gerinnt erscheint (Fig. 87), entwickelt in sämtlichen Einbuchtungen Entfaltungszellen, allerdings nicht wie bei den Gräsern aus der Epidermis. Die darunterliegenden Parenchymzellen nehmen trapezoidförmigen Querschnitt an, wachsen in die Breite und be-

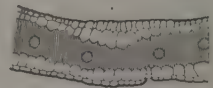


Fig. 86 a. *Pholidota ventricosa*. Vergr. 20:1.

sonders in die Tiefe, bilden in ihrer Gesamtheit wieder die Fächerform aus (Fig. 87 a).

Werden diese Blätter trockener Luft ausgesetzt, so schrumpfen zuerst die Gewebepolster, was, wie bei den Rollblättern der Gramineen, zum Schließen der Rinnen und zur Einrollung des Blattes (Fig. 88) führt. Solange die Zellen noch lebend sind, findet bei Wasserzusatz

wieder Ausbreitung statt, tote Blätter zeigen keine xeronastische Bewegung.

Die in der Knospenlage gerollten Orchideenblätter nehmen diese Form bei Wasserverlust meist wieder an, was auf Turgorverminderung und den mechanischen Aufbau des Blattes zurückzuführen ist.

Für die Trockenbewegungen der Faltblätter müssen zum Teil osmotische Verhältnisse, zum Teil Schrumpfelungsvorgänge verantwortlich gemacht werden.

So bleiben bei *Maxillaria* durch Chloroform, Alkohol oder Kochen getötete Blätter bei Austrocknung flach, und vertrocknete, gefaltete sind durch kein Quellungsmittel zu bewegen, sich nochmals zu öffnen.



Fig. 87.

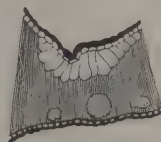


Fig. 87a.

Fig. 87, 87a. *Dendrochilum setipes*. Fig. 87 Querschnitt durch ein geöffnetes Blatt auf oberer Höhe. Vergr. 10:1. Fig. 87a Teilstück aus Fig. 87. Vergr. 48:1.

Hingegen falten sich tote Spreiten der *Miltonia*-Arten so vollkommen wie frische. Zum Teil kommt es, wie bei *Maxillaria vexillosa* noch zu einem Überbiegen der Laminahälften nach unten (Fig. 89), da das Parenchym stärker schrumpfelt als das Wassergewebe (Fig. 89a).



Fig. 88.

Fig. 89.

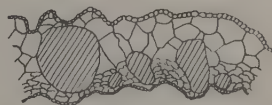


Fig. 89a.

Fig. 88. *Dendrochilum setipes*. Infolge Feuchtigkeitsverlust geschlossenes Blatt. Vergr. 10:1.

Fig. 89, 89a. *Maxillaria vexillosa*. Fig. 89 auf Feuchtigkeitsverringerung reagierendes Blatt. Vergr. 10:1. Fig. 89a Teilstück aus Fig. 89. Vergr. 40:1.

Blätter, die längere Zeit in absolutem Alkohol lagen, vermögen sich bei Austrocknung nicht zu falten.

Feuchtigkeitsverminderung führt bei Spreiten, die des Entfaltungsgewebes oder dessen Widerlagers beraubt sind, zu keiner Schließbewegung.

Zusammenfassung.

1. Typische Entfaltungsgewebe der Blätter, wie sie seit Duval-Jouve's Veröffentlichungen als besondere Eigenschaft der Gramineen gelten, sind innerhalb aller monokotylen Ordnungen, mit Ausnahme der Helobiae, sehr verbreitet.
2. Ihre Wirkung beruht auf einem reinen Wachstumsvorgange, nie auf Turgeszenz der Zellen, wie die Versuche (Aufhebung des Turgors bei fast beendeter Entfaltung) und die Prüfung der plasmolytischen Verhältnisse bewiesen.
3. Ihre Anordnung ist durch die Knospenform und die Struktur des Blattes bedingt. Sie können die ganze Innenseite der Lamina bedecken oder nur die Faltlinien auskleiden bzw. diese begleiten. Im mittleren und unteren Teile der Spreite sind sie gewöhnlich stärker entwickelt als im oberen. Sie können aus einer Zellschicht oder, wie es meist der Fall ist, aus mehreren bestehen.
4. Entwicklungsgeschichtlich gehen die Entfaltungszellen hervor aus der ein- oder mehrschichtigen Epidermis, aus dem Hypoderm und aus dem Parenchym.

Die Zellen eines Entfaltungsgewebes können der gleichen oder verschiedener Bildung sein, sie können angehören:

- a) nur der Epidermis, z. B. *Dactylis*, *Andropogon*, *Fuirena*, *Luzula*, *Anthericum*, *Hypoxis*, *Curculigo*, *Crinum*, *Chysis*;
- b) nur dem Hypoderm, z. B. *Phormium tenax* gegen Blattspitze, *Homeria collina* im oberen Blatteil, *Sabal longepedunculatum*, *Phoenix Roebelini*, *Spathicarpa*;
- c) nur dem Parenchym, z. B. *Dendrochilum*, *Liparis disticha*, *Eria biflora* auf oberer Blatthöhe;
- d) der Epidermis und dem Hypoderm, z. B. *Dianella coerulea*, *Phormium tenax*, *Homeria*, *Vellozia*, *Commelina coelestis*, *Tinantia fugax*, *Carludovica palmata*;
- e) der Epidermis und dem Parenchym, z. B. *Albuca*, *Chlorophytum Hoffmannii*, *Hemerocallis*, *Veratrum*, *Lycaste xytriophora*, *Eria biflora*;
- f) dem Hypoderm und dem Parenchym, z. B. *Pandanus pacificus*, *Phoenix dactylifera*, *Miltonia vexillaria*, *Maxillaria lepidota* oberer Teil des Blattes;
- g) der Epidermis, dem Hypoderm und dem Parenchym, z. B. *Cyperus natalensis*, *Cyperus esculentus*, *Homeria* im unteren Teil des Blattes.

5. Die Ausbildung der Entfaltungszellen ist sehr einheitlich. Soweit sie Epidermis und Hypoderm angehören, führen sie der Hauptsache nach nur Zellsaft, selten Gerbstoffe, Kristalle und Ölkörper, teilweise noch Leukoplasten, nie Chlorophyll. Soweit sie aus Parenchymzellen hervorgehen, sind sie äußerst arm an grünem Farbstoff, in vielen Fällen wird dieser im Zusammenhang mit ihrer mechanischen Funktion vollkommen abgebaut.

Den Entfaltungsgewebe kommt meist Bedeutung als Wasserspeicher zu, was ja der Gesichtspunkt ist, unter dem die in Rede stehenden Zellen bisher betrachtet wurden.

Die Außenmembran der Entfaltungszellen (von der Kutikula abgesehen), ist meistens auffallend dick, kutinisiert oder besteht zum größten Teil aus Pektin. Zellulose-Außenmembranen sind äußerst selten.

Die Seitenwände der Entfaltungszellen erweisen sich in der Regel dünner als die des übrigen Gewebes, abgesehen von einzelnen Velloziaceen, Palmen und Orchideen. Sie zeigen meist reine Zellulose.

Die fächerförmige Gruppierung der in den Faltlinien ausgebildeten Entfaltungsgewebe ist ein Resultat ihrer Anlage, ihrer Wachstumsintensität und ihrer, in Einstellung zu dem bei der Entfaltung auftretenden tangentialen Druck sich ergebenden Wachstumsrichtung.

Die so erzielte Anordnung der Entfaltungszellen in Drucklinien kommt einer Anlage von Streben gleich, die nicht nur dem sich eben ausbreitenden, sondern auch noch dem ausgewachsenen Blatte eine nicht zu unterschätzende Festigkeit verleihen, die durch die hohe Turgeszenz der Zellen, die starke Außenmembran und etwa eingefügte Sklerenchymbündel erhöht wird. Entfernung des Entfaltungsgewebes führt manchmal zu momentanem Schließen vollkommen ausgewachsener, flach ausgebreiteter Blätter (*Hypoxis*, *Hemerocallis*, *Pandanus*), manchmal zu gänzlichem Schlappwerden der Spreiten (*Phoenix*).

6. Finden sich Entfaltungszellen nur da, wo Knospenlage und Blattstruktur sie erheischen, so bedeutet ihre Elimination eine Unterdrückung des Entfaltungsvorganges, bei eben begonnener Ausbreitung der Spreite meist ein Wiedereinnehmen der Knospenlage.

In einigen Fällen allerdings kommt es trotzdem zu einem teilweisen oder sogar vollständigen Öffnen der Lamina: angrenzende, wenn auch morphologisch ungleichwertige Zellen wer-

den, wohl infolge von der Wundstelle ausgeschiedener Hormone, zu erneutem, anormalem Wachstum, eventuell zu Zellbildung durch Teilungen parallel der Wundfläche angeregt und damit befähigt die Funktion der zerstörten Entfaltungszellen auszuüben.

(Beseitigung des Entfaltungsgewebes an vollkommen entwickelten Spreiten führt nicht zu diesem Ergebnis.)

7. Ein gewisser systematischer Wert kann den Entfaltungszellen nicht abgesprochen werden. Wenn sie sich auch nicht bei allen Vertretern einer Gruppe finden und ihre Anordnung und Ausbildung selbst innerhalb eines engeren Verwandtschaftskreises oft verschieden ist und bei weiter entfernten Formen sich manchmal auffallend gleicht, so verdienen doch ihr ziemlich einheitliches Auftreten in einzelnen größeren Gruppen, wie den Gramineen und den Orchideen, die übereinstimmende Ausbildung nahe verwandter Familien wie den Palmen und Pandanaceen, und innerhalb aller enger umschriebenen Arten, Beachtung.
8. Die Entfaltungszellen können bei den Trockenbewegungen ausgewachsener Blätter als Gelenke wirken, teils als aktive, vermöge der Quellungsfähigkeit ihrer Membranen, vermöge ihrer hohen Turgeszenz oder infolge von Kohäsionszug — teils als passive, vermöge der Gesamtstruktur des Blattes (geringere Blattdicke an der Gelenkstelle, Einknickung an der Gelenkstelle, Verteilung der mechanischen Elemente).
9. Damit kann den Entfaltungsgeweben durch Herabsetzung der Verdunstung ein besonderer Nutzen zukommen, muß es aber nicht. Entfaltungszellen finden sich sowohl bei xerophilen als auch bei hygrophilen Pflanzen, außerdem spricht die Lage der Spaltöffnungen in vielen Fällen gegen eine teleologische Deutung.

Jedenfalls gilt für die Monokotylen überhaupt, was Goebel bezüglich der Gräser feststellte, daß es sich um Ausnützung des Entfaltungsvorganges, nicht um eine durch Anpassung erworbene Bewegungserscheinung handelt.

Damit stimmt überein, daß nicht alle Entfaltungszellen zu Gelenkzellen werden. Wo der Gesamtaufbau des Blattes es nicht gestattet, kann selbst ein solch ansehnliches Entfaltungsgewebe, wie es *Phormium tenax* oder *Diamella coerulea* besitzen, bei Austrocknung keine Bewegung nach der Knospenlage bewirken.

Umgekehrt müssen auch nicht alle Gelenkzellen Entfaltungszellen gewesen sein. Viele Spreiten, die sich durch entsprechendes Wachstum

aller Zellen ausbreiten, führen typische Trockenbewegungen aus. Schon Bonnet wies 1762 auf das Einrollen der meisten Blätter bei Trockenheit hin und erklärte es sich dadurch, daß „die obere Fläche der Blätter aus Fasern besteht, welche sich durch die Wärme und die untere Fläche aus solchen, welche sich durch die Feuchtigkeit zusammenziehen“. Luft-röhren und Holzfasern sind ihm die bewegenden Kräfte, die er wiederum mit Pergament und Leinwand in eine Parallele stellt und dann den Vorgang des Einrollens an künstlichen Blättern demonstriert.

Uns mag dieses Experiment beweisen, daß das Einrollen bei Feuchtigkeitsverringerung nach der mechanisch schwächeren Hälfte hin erfolgt und, sobald wir den Versuch etwas variieren, durch Versteifung einzelner Stellen der künstlichen Blätter und noch besser durch Rinnenbildung, daß durch lokale mechanische Festigung und vorgebildete Knicke Faltungen bzw. Kombinationen von Einrollen und Falten zustande kommen können.

Es erklärt uns dann, daß Blätter wie *Reineckia carnea*, *Liriope spicata*, deren Knospenlage gerollt ist und die keine Entfaltungszellen besitzen, sich falten, daß Spreiten wie *Tradescantia virginiana* sich nur im oberen Teile, der Knospenlage gemäß einrollen, im unteren aber, da die Mittelrippe besonders kräftig ausgebildet ist, sich falten, ungeachtet der gleichen Ausbildung des Entfaltungsgewebes.

Erinnert man sich noch daran, daß die Blätter meist mit zunehmendem Alter ihre Bewegungsfähigkeit mehr und mehr einbüßen oder vollkommen verlieren und daran, daß selbst jugendliche Blätter einer einzelnen Pflanze die Trockenbewegungen teils ausführen teils nicht, so erscheint es noch klarer, daß die Gelenkwirkung der in Rede stehenden Zellen nur eine sekundäre Möglichkeit ist.

Es dürfte deshalb vorzuziehen sein, die in Rede stehenden Zellen nirgends, wie es bei Gramineen und Cyperaceen geschah, als wesentliche „Gelenkzellen“ zu betrachten, sondern als „Entfaltungszellen“, wie Goebel für die Gräser das Wort prägte, nicht um einer bloßen Schematisierung willen, sondern um eine allgemein gültige Charakteristik zu geben.

Die obigen Untersuchungen wurden am Botanischen Institute München-Nymphenburg ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, danke ich für die mannigfachen Anregungen und die stets so freundliche Anteilnahme an dem Werden der Arbeit.

Herrn Professor Sierp spreche ich meinen Dank aus für die fördernde Leitung der Arbeit während der Zeit, da Herr Geheimrat von Goebel auf Forschungsreise in Java weilte.

Literaturverzeichnis.

- 1) Ambronn, H., Über die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Kollenchyms. Pringsh. Jahrb. XII.
- 2) Bonnet, C., Untersuchungen über den Nutzen der Blätter bei den Pflanzen. Aus dem Franz. übersetzt von Joh. Chr. Arnold 1762.
- 3) Duval-Jouve, Étude anatomique de quelques Graminées et en particulier des Agropyrum de l'Hérault, 1870.
- 4) Ders., Sur une forme de Cellules épidermiques qui paraissent propres aux Cypéracées, 1872.
- 5) Ders., Étude histotaxique des Cyperus de France, 1874.
- 6) Ders., Histotaxie des Feuilles de Graminées, 1875.
- 7) Eckmann, G., Zur Kenntnis der Inhaltsstoffe in den Gelenken, 1916.
- 8) Eichler, A. W., Zur Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter. Abh. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1885.
- 9) v. Goebel, K., Vergl. Entwicklungsgeschichte. 1883.
- 9a) Ders., Rumphiusphänomen. Biol. Zentralblatt XXXVI, 1916.
- 10) Ders., Entfaltungsbewegungen II. Jena 1924.
- 11) Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 2. und 3. Auflage.
- 12) Hegi, G., Illustrierte Flora von Mittel-Europa.
- 13) Hirmer, M., Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Blätter einiger Palmen und Cyclanthaceen. Flora 1920.
- 14) Hofmeister, W., Lehre von der Pflanzenzelle.
- 15) Holle, H., Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden. Flora 1915.
- 16) Kerner v. Marilaun, A., Pflanzenleben I. Leipzig 1888.
- 17) Koop, H., Anatomie des Palmenblattes mit besonderer Berücksichtigung ihrer Abhängigkeit von Klima und Standort. Beih. z. Bot. Zentralbl. XXII, 1, 1907.
- 18) Lorch, Bewegungen und Schrumpfungen von Laubmoosen durch Wasserverlust. Flora, Bd. 97, 1897.
- 19) Meyen, Phytotomie.
- 20) Möbius, Über den anatomischen Bau der Orchideenblätter und dessen Bedeutung für das System dieser Familie. Pringsh. Jahrb., Bd. 18.
- 21) Mohl, Über die Kutikula der Gewächse. Vermischte Schriften.
- 22) Naumann, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter. Flora 1887.
- 23) Pfitzer, W., Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen.
- 24) Ders., Über die mehrschichtige Epidermis und das Hypoderm. Pringsh. Jahrb., Bd. 7, S. 532ff und Bd. 8, S. 63ff.
- 25) Rikli, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen. Pringsh. Jahrb., Bd 27.
- 26) Rudolph, K., Zur Kenntnis der Entfaltungseinrichtungen an Palmenblättern. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., Berlin 1911.

- 27) Sachs, Experimentalphysiologie der Pflanzen.
 - 28) Schwendener, S., Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. Leipzig 1874.
 - 29) Steinbrinck, C., Über den Kohäsionsmechanismus der Roll- und Faltblätter von *Polytrichum commune* und einigen Dünengräsern. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., XXVIa, 1908, S. 399.
 - 30) Treviranus, Vermischte Schriften, IV.
 - 31) Tschirch, R., Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. Jahrb. f. wiss. Bot., XIII, 1882.
 - 32) Woycicki, T., Über die Bewegungseinrichtungen an den Blütenständen der Gramineen. Beih. z. Bot. Centralblatt, Bd. XXVI, 1910.
-

Der antipodiale Apparat bei Gramineen.

Von A. E. Shadowsky,

(Botanischer Garten der Universität Moskau).

Mit 16 Figuren im Text.

Bei normaler Entwicklung von verschiedenen Typen der Embryosäcke bei Angiospermen wird im Lumen derselben eine verschiedene Zahl von Kernen gebildet; so sind sechzehnkernige, achtkernige vierkernige usw. Embryosäcke bekannt. Bei allen diesen Typen der Embryosäcke ist stets und unabänderlich nur eine Eizelle vorhanden, alle übrigen Elemente (Synergiden, Polkerne, Antipoden) können hingegen in ihrer Zahl variieren. Zahlenmäßig können diese Variationen der Synergiden so ausgedrückt werden: 2, 1, 0 (Fehlen der Synergiden); für die Polkerne finden wir folgende Zahlen: 14, 8, 7, 4, 2, 1, 0; für die Antipoden: 6, 3, 1, 0. In allen diesen Fällen ist die Kernbildung im Embryosack streng geregelt und jeder Kern entsteht in einem reifen Embryosack als Resultat einer bestimmten und gleichen Zahl von Teilungen des Makrosporenkernes.

Doch wurden schon längst Fälle bekannt, daß verschiedene Kerne im reifen Embryosack als Resultat einer ungleichen Zahl von Teilungen der Makrosporenkerne oder deren Tochterkerne entstehen; diese Schwankung der Zahl von Kernteilungen kann in zwei Richtungen erfolgen. Erstens beobachtet man solche Fälle, in welchen ein Teil der Kerne in einem gewissen Moment ihrer Lebenstätigkeit ihre Teilung einstellt, während die übrigen Kerne ihre normalen Teilungen fortsetzen; dadurch wird die erwartete Zahl der Kerne im Embryosack nicht erreicht und es tritt eine Reduktion der Kerne im Embryosack ein. Solche Vorgänge beobachtete z. B. Treub (1911) bei zwei *Garcinia*arten, Palm (1914) bei *Solidago serotina* und noch andere Forscher.

Ein zweiter Typus von Abweichungen wird in Fällen beobachtet, in welchen einzelne Kerne des in Entwicklung begriffenen oder des reifen Embryosacks (oft vor der Befruchtung) sich energisch zu teilen anfangen, während die übrigen Kerne, nach einer bestimmten Zahl von

Teilungen eine gewisse Ruhepause eingehen. Als solche Beispiele müssen hier die Fälle erwähnt werden, wenn die Zahl der Antipoden im Embryosack einiger Angiospermen-Familien vergrößert wird. Dabei sind auch Fälle möglich, daß eine solche Vermehrung der Antipoden ganz zufällig erfolgt, möglicherweise anormal (z. B. bei *Plantago major*, Ekstrand, 1918), bei anderen Pflanzen hingegen tritt eine solche Vergrößerung der Antipodenzahl (wir wollen diese Erscheinung als Polyantipodialität bezeichnen) ganz regulär ein. Solch eine ständige Polyantipodialität ist z. B. bei folgenden monokotylen und dikotylen Pflanzenfamilien bekannt: Sparganiaceae, Araceae (?), Typhaceae, Pandanaceae, Gentianaceae, Juncaginaceae, Compositae, Rubiaceae, Ranunculaceae, Asclepiadaceae. Die größte Zahl von Antipoden wurde, wie es scheint, bis jetzt bei *Spargantium* beobachtet, hier zählte Campbell (1899) bis zu 150 antipodiale Zellen.

Bei meinen embryologischen Studien an Gramineen hat die Frage über die Verbreitung der Polyantipodialität in dieser Familie mein Interesse auf sich gelenkt. Da die Familie der Gramineen schon ziemlich lange vom embryologischen Standpunkte untersucht wird, interessierte ich mich, ob die seiner Zeit in der Literatur beschriebenen Fälle der Vermehrung von Antipoden nicht zufälliger Natur sind. Selbstredend kann die gestellte Frage infolge des Artenreichtums der Familie der Gramineen gegenwärtig nicht definitiv gelöst werden: einige Autoren zählen in der Familie der Gramineen gegen 4000 Arten (Kusnezow 1914). Dabei ist wie wir das weiter sehen werden diese Familie embryologisch noch wenig erforscht.

Es gelang mir persönlich verschiedene Antipodentypen nur bei 14 Arten der Gramineen zu beobachten. Diese 14 Arten gehören nach Hackel (Engler und Prantl 1887) folgenden Gruppen an.

I. Andropogoneae.

1. *Eulalia japonica* Trin.
2. *Andropogon Ischaemum* L.
3. *Andropogon caucasicum* Trin.

II. Zoisieae.

4. *Tragus racemosus* Scop.

III. Paniceae.

5. *Oplismenus undulatifolius* P. B.
6. *Paspalum dilatatum* Trin.

IV. Agrostideae.

7. *Agrostis canina* L.

V. Aveneae.

8. *Avena flavescens* L.

VI. Festuceae.

9. *Molinia coerulea* Mnh.10. *Gynierium argenteum* Nees.11. *Dactylis glomerata* L.12. *Diplachne serotina* Link.

VII. Chlorideae.

13. *Chloris gayana* Kunth.14. *Cynodon Dactylon* Pers.

Die aufgezählten Arten werden hier zum ersten Mal in bezug auf die Zusammensetzung ihrer Antipoden geprüft. Von diesem Standpunkt wird auch das Studium folgender Unterfamilien zum ersten Mal unternommen: Zoisieae, Paniceae und Chlorideae.

Ich will mich nicht bei den Einzelheiten aufhalten und hier nur kurz die Resultate meiner Beobachtungen berichten in dem ich die an einzelnen Pflanzen gewonnenen Ergebnisse in der Reihenfolge betrachte, in der die Versuchspflanzen in der oben angeführten Liste aufgezählt wurden. Das Material für meine Untersuchungen wurde in verschiedenen Gegenden der Sowjetunion gesammelt, es wurde mit 96 % Alkohol und dem Carnoyschen Gemisch fixiert. Gefärbt wurde hauptsächlich mit Hämatoxylin nach Delafield; man gewann bei dieser Färbung die besten Bilder. Um die gewonnenen Resultate zu illustrieren, werden hier nur einige Abbildungen wiedergegeben. Die Figuren sind mit dem Zeichenapparat von Abbe-Zeiss ausgeführt (Mikroskop von Zeiss).

I. Andropogoneae.

Aus dieser Unterfamilie habe ich die Antipoden bei drei Arten beobachtet: *Andropogon Ischaemum* L., *Andropogon caucasicum* Trin. und *Eulalia japonica* Trin.

1. *Andropogon Ischaemum* L.

Die Untersuchung der Embryosäcke in bezug auf die Entwicklung ihrer Antipoden zeigte, daß die Zahl der Antipoden hier höher als drei ist. In einzelnen Fällen konnten 16, 11,5 und 13 Antipoden gezählt werden. Die Antipoden nahmen hier ihre gewöhnliche Stellung ein, indem sie sich in der unteren, chalazaler Partie des Embryosackes gruppierten. Auf der Zeichnung (Fig. 1) ist ein Teil des Embryosackes mit 5 Antipoden und den Polkernen abgebildet. Was die Zahl der

Kerne in den Antipodenzellen anbetrifft, so scheint hier eine Vermehrung ihrer Zahl stattzufinden. Auf der Fig. 1 sind zweikernige Antipoden abgebildet. Was die Zeit der Vermehrung der Antipoden anbetrifft, so fängt die Vermehrung derselben schon während der Formierung des Geschlechtsapparates an.

2. *Andropogon caucasicum* Trin.

Zum Unterschied von der vorigen Art werden hier die Antipoden lateral angelegt, sie liegen der seitlichen Wand des Embryosackes an (Fig. 2). In verschiedenen Embryosäcken habe ich 4, 5, 6 Antipoden gezählt. Die antipodialen Zellen sind von großen Dimensionen und besitzen gewöhnlich einen Kern.

Bis zur Entwicklung der Embryos behalten die Antipoden ihre normale Beschaffenheit; im Moment der Endospermibildung (das Endosperm ist hier nach dem nuklearen Typus gebaut) fangen die Antipoden an abzusterben.

3. *Eulalia japonica* Trin.

Im reifen Embryosack fällt auf den ersten Blick die große Zahl der Antipoden (Fig. 3) auf; es wurden in verschiedenen Embryosäcken folgende Zahlen für die Antipoden erhalten: 16, 19, 15, 24, 19, 18; dabei enthielten zahlreiche Antipoden zu 2 und 3 Kernen jede. Die Vermehrung der Antipoden fängt schon lange Zeit vor der Befruchtung an. Die Antipoden gruppieren sich, wie es aus der Zeichnung zu sehen ist, am chalazalen Teil des Embryosackes. Es fällt auf, daß die Antipoden verschiedene Größe besitzen.

II. Zoysieae.

4. *Tragus racemosus* Scop.

Was die antipodialen Zellen anbetrifft, so muß von denselben folgendes gesagt werden. Es scheint, daß die Antipoden sehr früh eine laterale Stellung annehmen, noch bevor ihre Vermehrung eintritt. Doch fangen die Antipoden noch vor der Befruchtung an sich zu vermehren, wobei sie an der seitlichen Wand des Embryosackes liegen bleiben. Solche Antipoden sind ziemlich groß, besitzen große Kerne (in jeder Antipode befindet sich ein Kern) und sind mit körnigen Plasma ausgefüllt. Gewöhnlich wurden 5—6 Antipoden gezählt (Fig. 4). Beginnt das nukleare Endosperm sich zu bilden, wobei die Kerne desselben in der wandanliegenden Schichte des Plasmas zu liegen kommen, so fangen die Antipoden an abzusterben. Reste der abgestorbenen Antipoden, die

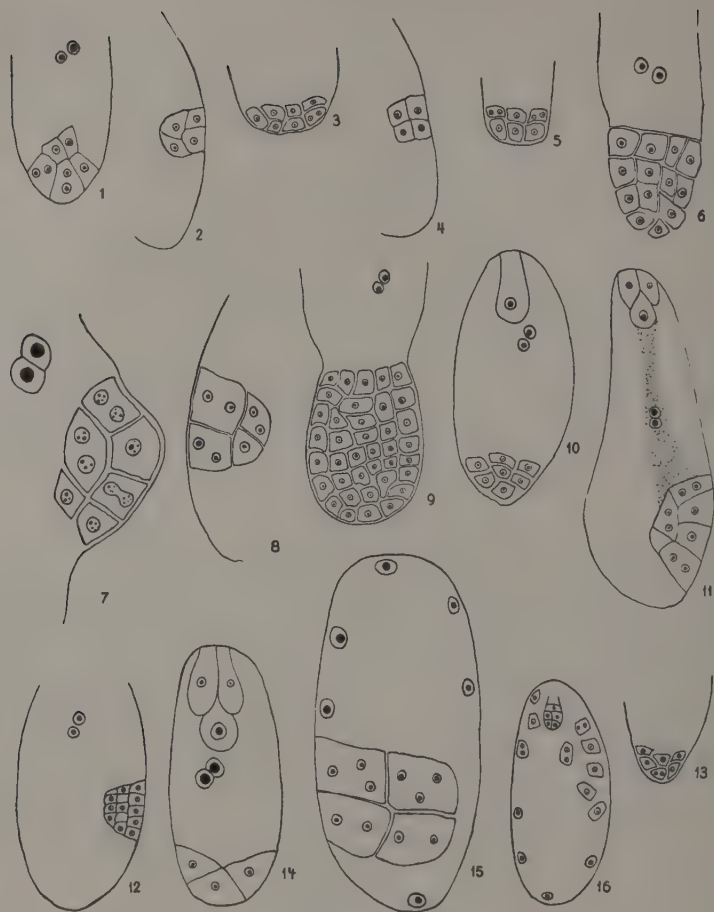


Fig. 1—16.

- Fig. 1. *Andropogon ischaemum*. Unterer Teil des Embryosackes mit Antipodenkomplexen und zwei Polkernen. Vergr. 500.
- Fig. 2. *Andropogon caucasicum*. Seitenwand des Embryosackes mit antipodialeml Polster. Vergr. 250.
- Fig. 3. *Eulalia japonica*. Antipodenkomplex im chalazalen Teil des Embryosackes. Vergr. 250.
- Fig. 4. *Tragus racemosus*. Seitenwand des Embryosackes mit antipodialeml Polster. Vergr. 250.
- Fig. 5. *Paspalum dilatatum*. Antipodenkomplex im chalazalen Teil des Embryosackes. Vergr. 250.
- Fig. 6. *Oplismenus undulatifolius*. Unterer Teil des Embryosackes mit Antipodenkomplex und zwei polaren Kernen. Vergr. 375.
- Fig. 7. *Agrostis canina*. Seitenwand des Embryosackes mit Antipodenkomplex und zwei in Verschmelzung begriffenen Polkernen. Vergr. 500.

eine Art Polster bilden, bleiben auch bei Aufbau des mehrzelligen Embryos erhalten.

III. Paniceae.

5. *Paspalum dilatatum* Trin.

Zur Zeit der Formierung des Geschlechtsapparates beginnen die Antipoden sich zu vermehren, dieselben befinden sich gewöhnlich in der unteren chalazalen Partie des Embryosackes. In verschiedenen Embryosäcken zählte ich 5, 6, 11, 14 Antipoden. Sehr viele Antipoden sind mit 2—3 Kernen versehen (Fig. 5). Die antipodialen Zellen beginnen ein individuelles Aussehen während der ersten Teilung der befruchteten Eizelle und der Bildung des nuklearen Endosperms anzunehmen; doch bleiben sie dabei schwach (undicht) miteinander verbunden. Nachdem die Antipoden ein individuelles Aussehen erhalten haben, sterben sie bald ab.

6. *Oplismenus undulatifolius* P. B.

Was den reifen Embryosack anbetrifft, so muß hier die Anwesenheit eines Komplexes zahlreicher Antipoden hervorgehoben werden. Das Stadium der drei Antipoden scheint sehr kurz zu sein; nachdem dieses Stadium überschritten ist, setzt eine rege Teilung der antipodialen Zellen ein und die Zahl der letzten wächst. Auf Fig. 6 ist ein Embryosack in einem Stadium mit 15 Antipoden abgebildet (nicht alle Antipoden befinden sich in der Schnittfläche). Hier ist der Embryosack noch nicht endgültig formiert: die Polkerne haben sich noch nicht miteinander vereint und der Geschlechtsapparat hat hier noch keine fertige Form erhalten. Doch erreichen die Antipoden schon die Zahl 15. Folglich fangen hier die Antipoden an sich vor der Befruchtung zu vermehren.

Fig. 8. *Avena flavescens*. Seitenwand des Embryosackes mit antipodiale Polster.
Vergr. 250.

Fig. 9. *Molinia coerulea*. Unterer Teil des Embryosackes mit Antipoden und mit zwei Polkernen. Vergr. 500.

Fig. 10. *Gynierium argenteum*. Embryosack mit Eizelle, zwei Polkernen und Antipodenkomplex. Vergr. 250.

Fig. 11. *Dactylis glomerata*. Embryosack mit dem Geschlechtsapparat, zwei Polkernen und mit einem antipodiale Polster. Vergr. 250.

Fig. 12. *Diplachne serotina*. Teil des Embryosackes mit Antipodenkomplex und zwei Polkernen. Vergr. 500.

Fig. 13. *Chloris gayana*. Unterer Teil des Embryosackes mit Antipodenkomplex. Vergr. 500.

Fig. 14. *Cynodon dactylon*. Embryosack mit Geschlechtsapparat, zwei Polkernen und drei Antipoden. Vergr. 500.

Fig. 15. *Cynodon dactylon*. Embryosack mit vier Antipoden und vier wandanliegenden Endospermkernen. Vergr. 500.

Fig. 16. *Cynodon dactylon*. Embryosack mit in Entwicklung begriffenem Embryo, vier Endospermkernen und auseinanderweichenden Antipoden. Vergr. 250.

Dieselbe Figur zeigt, daß der ganze antipodiale Apparat sich von der übrigen oberen Partie des Embryosackes absondert; der Embryosack teilt sich in zwei Teile: den oberen großen Teil mit dem Polkernen und dem Geschlechtsapparat und den unteren Teil mit den Antipoden. In verschiedenen Embryosäcken habe ich 10, 12, 15, 18 Antipoden beobachtet. Das Plasma der antipodalen Zellen ist sehr stark vakuolisiert. Sehr viele Antipoden werden zweikernig. In Moment der Befruchtung beginnt die Deformierung und das Absterben der Antipoden: das geschieht zu dem Zeitpunkt, wenn die Eizelle noch einkernig ist. Die Antipoden beginnen sich loszutrennen und auseinanderzuweichen, zwischen ihnen werden große Zwischenräume gebildet. Infolge einer starken Vakuolisierung tritt eine deutliche Verarmung der Vakuolen an Plasma ein. Die Plasmareste werden jetzt grobkörnig.

Oben wurde darauf hingedeutet, daß ein Teil des Embryosackes mit den Antipoden vom oberen Ende desselben abgesondert ist. Diese Erscheinung tritt besonders deutlich beim Beginn der Deformierung von Antipoden auf. Der obere Teil der Embryosackes wird mit Kernen und später mit Endospermzellen ausgefüllt, während der untere Teil mit degenerierenden Antipoden erfüllt ist. Die Degeneration der Antipoden verläuft zeitlich zu gleicher Zeit mit dem Beginn der Endosperm-bildung.

IV. Agrostideae.

7. *Agrostis canina* L.

Die Antipoden erscheinen zur Zeit der Reife des Embryosackes von ungewöhnlichen großen Dimensionen und liegen im lateralen Teil des Embryosackes. Es muß bemerkt werden, daß der Aufenthaltsort der Antipoden stets durch eine besondere Ausstülpung der Embryosackwand im Lumen des Nucellus gekennzeichnet wird; in dieser Ausstülpung befindet sich ein Teil der Antipoden (Fig. 7). Die Zahl der Antipoden ist mehr als drei. Die maximale Zahl, die ich zu sehen bekam, war sechs. Was die Kerne der antipodalen Zellen anbetrifft, so kann die Zahl derselben verschieden sein, am häufigsten habe ich zweikernige Antipoden gesehen (Fig. 7). Das häufige Vorkommen von bisquitförmigen Kernen läßt den Gedanken aufkommen, daß die Vermehrung der letzten amitotisch vor sich geht (Fig. 7). Die antipodalen Kerne fallen auf durch ihre Größe und durch die Gegenwart von großen verschiedenförmigen Chromatinkörnern; dieselben werden durch Hämatoxylin intensiv gefärbt. Bei vielen Körnern entstehen ringsum Höfe. Ich konnte keine doppelte Befruchtung beobachten. Der Embryo entwickelt sich ganz normal. Das

Endoperm hat hier einen nuklearen Typus. Zum Anfang der Endosperm-bildung fangen die Antipoden an abzusterben. Ihre Kerne beginnen sich intensiv zu färben, wonach auch die Deformierung der antipodialen Zellen selbst beginnt.

Es muß hervorgehoben werden, daß in den Samenanlagen, die (durch verschiedene Tiere oder Pilze) beschädigten Pflanzen sich entwickelten, die Antipoden durch den Charakter ihrer Kerne sich scharf von den normalen, unbeschädigten Samenanlagen unterscheiden. Die Kerne der Antipoden in den beschädigten Samenanlagen enthalten fast gar keine großen Chromatinkörner, von denen oben die Rede war. In der Literatur wurde öfters die Anwesenheit von großen Chromatineinschlüssen in den Kernen als ein Merkmal für die Ernährungsfunktion solcher Kerne gedeutet. Wenn wir den Antipoden Ernährungsfunktionen zuschreiben, so können wir das Fehlen der Kerneinschlüsse in den befallenen Samenanlagen parasitierenden Organismen scheinen soviel Nährstoffe aufzunehmen, daß die Antipodenkerne ihre gewöhnliche Arbeit — die Übertragung der Nährstoffe in den Embryosack — nicht mehr auf sich nehmen können.

V. Aveneae.

8. *Avena flavescens* L.

Die Zahl der Antipoden vor der Befruchtung betrug nach meiner Schätzung 5—6, dabei enthielten einige von denselben mehrere Kerne. Die Kerne sind mit grobkörnigem Inhalt gefüllt. Die Antipoden nehmen im Embryosack eine laterale Stellung ein. Diese Zellen sind von sehr großen Dimensionen und dringen ziemlich tief in das Lumen des Embryosackes hinein (Fig. 8). Ziemlich oft besitzt der ganze Komplex der Antipoden eine kugelförmige Form. Zur Zeit der Entwicklung des Embryos und des Endospermes (fünfezelliger Embryo und Kerne des nuklearen Endosperms gegen die Wände des Embryosackes auseinander-geschoben) behalten die Antipoden ihr normales Aussehen. Die Degeneration derselben beginnt viel später.

VI. Festuceae.

9. *Molinia coerulea* Mch.

Die Antipoden beginnen noch vor der Befruchtung sich zu vermehren. Die Zahl der Antipoden betrug nach meiner Zählung: 43, 35, 15, 11, 24, 22. Die Antipoden gruppieren sich am unteren, chalazalen Ende des Embryosackes. Oft kann man beobachten, daß dieser antipodiale Komplex vom übrigen Teil des Embryosackes durch eine kleine Ein-

sehnürung, welche von den Wänden des letzteren sich abhebt, abgegrenzt wird (Fig. 9). Ziemlich oft kann man zweikernige Antipoden beobachten. Der Komplex von Antipoden stellt — im Vergleich mit den Antipoden der von mir beobachteten anderen Pflanzen — hier eine Gruppe von ziemlich kleinen Zellen vor. Die Antipoden erhalten sich ziemlich lange. So beobachtete ich die Erhaltung von Antipoden bis zur Bildung des achtkernigen Embryos.

10. *Gynerium argenteum* Nees.

Im reifen Embryosack (Fig. 10) sehen wir im unteren Teil desselben schon vor der Befruchtung einen Komplex von Antipoden. Ich zählte in verschiedenen Embryosäcken 8, 10, 11, 13 Antipoden. Die Antipoden sind hier ziemlich klein, ebenso wie bei *Molinia coerulea*. Ich konnte keine Vermehrung der Kerne in den Antipoden beobachten. Auf derselben Abbildung kann man die Eizelle und zwei Polkerne wahrnehmen.

11. *Dactylis glomerata* L.

Im reifen Embryosack kann man noch vor der Befruchtung 5, 6, 8 Antipoden zählen, wobei die letzteren im Embryosack eine laterale Stellung einnehmen. In den antipodialen Zellen wurden 2—3 Kerne beobachtet. Die Antipoden sind von dichtem, plasmatischen Inhalt erfüllt. Der Embryosack ist auf Fig. 11 abgebildet.

12. *Diplachne serotina* Link.

Im reifen Embryosack konnten vor der Befruchtung 8, 13, 14 einkernige Antipoden gezählt werden, dieselben liegen auf der lateralen Wand des Embryosackes (Fig. 12). Zur Zeit der Bildung des nuklearen Endosperms degenerieren die Antipoden.

VII. Chlorideae.

13. *Chloris gayana* Kunth.

Im gereiften Embryosack entwickeln sich im unteren Teil desselben drei Antipoden, welche ziemlich langgestreckt sind und fast die Hälfte des Embryosackes seiner Länge nach ausfüllen. Etwas später fangen die antipodialen Zellen an sich zu teilen, wobei die Dimensionen derselben kleiner werden und der untere Teil des Embryosackes durch die aus der Teilung hervorgegangenen Antipoden erfüllt wird. Auf Fig. 13 ist der untere Teil des Embryosackes mit 6 Antipoden abgebildet. Es gelang mir im Embryosack von *Chloris Gayana* nicht mehr als sechs Antipoden festzustellen. Es wurden auch Fälle der Vermehrung von

Kernen in den Antipoden wahrgenommen. In einzelnen Fällen konnte man bis zu 4 Kerne in jeder Antipode beobachten.

14. *Cynodon Dactylon* Pers.

Der reife Embryosack (Fig. 14) besitzt einen großen Geschlechtsapparat, welcher fast bis zur Hälfte des Embryosackes herunterhängt. An der Basis des Embryosackes liegen drei Antipoden. Der unteren Partie der Eizelle liegen zwei Polkerne an, dieselben verschmelzen sehr spät miteinander.

Was das weitere Betragen der antipodialen Zellen anbetrifft, so kann hier gewöhnlich folgendes beobachtet werden: die Antipoden werden an die laterale Wand des Embryosackes verschoben, die Zahl der Antipoden wird vermehrt und auch die Zahl der Kerne in den Antipoden wächst (Fig. 15); diese Vorgänge spielen sich noch vor der Befruchtung ab. In verschiedenen Embryosäcken wurden an der lateralen Wand 7, 8, 10, 6 Antipoden gezählt. In einigen Antipoden konnten bis zu 5 Kerne gezählt werden. Nach der doppelten Befruchtung entwickelt sich der Embryo und das Endosperm vom nuklearen Typus (Fig. 15). Zur Zeit der Kernbildung des Endospermes bleiben die Antipoden im normalen Zustande. Ziemlich oft erreicht der antipodiale Komplex bedeutende Dimensionen, so daß die antipodialen Zellen fast das ganze Lumen des Embryosackes einnehmen können (Fig. 15); dabei sind die antipodialen Zellen mit einer großen Zahl von Kernen mit Nukleolen versehen. Ein spätes Stadium (Fig. 16), auf welchen schon der kugelförmige Embryo zu sehen ist, zeigt, daß der Antipodenkomplex zu zerfallen beginnt; die Antipoden nehmen ein individuelles Aussehen an und weichen auseinander. Dieses Auseinanderweichen der Antipoden ist zweifellos der Beginn ihrer Degeneration.

Um die von uns bei der Erforschung des Antipodenapparates verschiedener Gramineenarten gewonnenen Resultate mit den Ergebnissen, die andere Autoren bei embryologischen Studien derselben Familie erhalten hatten, besser zu vergleichen und zu beurteilen, habe ich eine Tabelle zusammengestellt, in welcher außer der von mir untersuchten Arten auch die Arten, die andere Autoren studiert hatten, angeführt sind¹⁾.

1) Im ganzen sind embryologisch gegen 100 Gramineenarten untersucht, doch ist der Charakter der Antipoden nur bei 45 Arten aufgeklärt.

No.	Pflanzenart	Zahl der Anti- poden	Zahl der Kerne in den Anti- poden	Lage der Anti- poden	Autor und Jahreszahl
1.	<i>Agrostis canina</i>	6	2	lateral	Verfasser
2.	<i>Alopecurus pratensis</i>	3	4	?	Fischer 1880
3.	<i>Andropogon caucasic.</i>	4—6	1	lateral	Verfasser
4.	<i>A. Ischaemum</i>	5—16	2	chalazal	Verfasser
5.	<i>Avena fatua</i>	36	viel	lateral	Cannon 1900
6.	<i>A. flavescens</i>	5—6	viel	lateral	Verfasser
7.	<i>A. pubescens</i>	3	1	lateral	Lötscher 1905
8.	<i>A. sativa</i>	11	viel	chalazal	Golinski 1893, Tan- nert 1905, Ernst 1908
9.	<i>Briza maxima</i>	viel	?	lateral	Westermaier 1890
10.	<i>B. media</i>	viel	viel	?	Fischer 1880
11.	<i>Chloris gayana</i>	6	4	chalazal	Verfasser
12.	<i>Coix Lacrima</i>	?	?	chalazal	Westermaier 1890
13.	<i>Cornucopiae nocturnum</i>	3	2	lateral	Guignard 1882
14.	<i>Cynodon Dactylon</i>	6—10	5	lateral	Verfasser
15.	<i>Dactylis glomerata</i>	5—8	2—3	lateral	Verfasser
16.	<i>Diplachne serotina</i>	8—14	1	lateral	Verfasser
17.	<i>Ehrharta panicea</i>	6	2	lateral	Fischer 1880
18.	<i>Elymus arenarius</i>	6—12	?	?	Hofmeister 1858. 61
19.	<i>Eulalia japonica</i>	15—24	2—3	chalazal	Verfasser
20.	<i>Gynierium argenteum</i>	8—13	1	chalazal	Verfasser
21.	<i>Hordeum murinum</i>	15	?	lateral	Lötscher 1905
22.	<i>H. sativum distichum</i>	viel	?	lateral	Westermaier 1890
23.	<i>H. tetrastrichum</i>	viel	?	?	Golinski 1893
24.	<i>H. vulgare</i>	6—12	?	?	Hofmeister 1858. 61
25.	<i>Koeleria cristata</i>	viel	viel	?	Fischer 1880
26.	<i>Lolium italicum</i>	3	?	lateral	Westermaier 1890
27.	<i>L. temulentum</i>	3	?	lateral	Westermaier 1890
28.	<i>Melica altissima</i>	3	?	?	Fischer 1880
29.	<i>Melica nutans</i>	3	?	?	Fischer 1880
30.	<i>Molinia coerulea</i>	11—43	2	chalazal	Verfasser
31.	<i>Oplismenus undulatifolius</i>	10—18	2	chalazal	Verfasser
32.	<i>Oryza sativa</i>	viel	viel	chalazal	Kuwada 1909, 1910
33.	<i>Poa annua</i>	12	2—4	lateral	Golinski 1893, Schigalew 1918
34.	<i>P. pratensis</i>	3—6	viel	?	Nishimura 1922
35.	<i>Paspalum dilatatum</i>	5—14	2—3	chalazal	Verfasser
36.	<i>Secale cereale</i>	6—12	?	lateral	Hofmeister 1858, 1861, Westermaier 1890, Golinski 1893, Lötscher 1905
37.	<i>Sorghum bicolor</i>	viel	?	chalazal	Hofmeister 1849
38.	<i>Sesleria coerulea</i>	3	4	chalazal	Fischer 1880
39.	<i>Sorghum halepense</i>	viel	viel	?	Hofmeister 1861, Fischer 1880
40.	<i>Tragus racemosus</i>	3—5	1	lateral	Verfasser
41.	<i>Triticum compactum</i> Host, splendens Al.	36	viel	lateral	Körnicker 1896
42.	<i>Triticum durum</i> , hordei- forme Hort. v. Kubanka	viel	?	?	Sax 1916
43.	<i>Triticum repens</i>	10	3	lateral	Lötscher 1905
44.	<i>T. vulgare</i>	8—12	12—18	lateral	Golinski 1893
45.	<i>Zea Mays</i>	6	viel	chalazal	Schacht 1858, Wester- maier 1890, Guig- nard 1901

In dieser Tabelle sind folgende Momente berücksichtigt: 1. Zahl der Antipöden, 2. Zahl der Kerne in den Antipoden, 3. Lage der Antipoden im Embryosack (laterale oder chalazale) und 4. Name des Autors und Jahr, in welchem die betreffende Untersuchung ausgeführt wurde. Die Pflanzen sind nach dem Alphabet geordnet¹⁾.

Mit einem Fragezeichen sind diejenigen Angaben vermerkt, die einer Nachprüfung bedürfen oder diejenigen Pflanzen von denen entsprechende Angaben fehlen. Da einige Autoren die Zahl der Antipoden oder deren Kerne nicht genau gezählt hatten, sondern in den Fällen, in welchen die Zahl dieser Elemente höher als normal war (für die Antipoden höher als drei und für Kerne höher als eins), die Zahl der Elemente mit „viel“ bezeichneten, so wird dieser Terminus auch in unseren Tabellen gebraucht.

Wie stark die Erscheinung der vermehrten Antipodenzahl unter den untersuchten Gramineen verbreitet ist, kann die unten angeführte Tabelle zeigen.

Unterfamilie	Wieviel Arten sind im ganzen untersucht?	Wieviel Arten besitzen viele Antipoden?	Wieviel Arten besitzen drei Antipoden?	Bei wieviel Arten ist die Lage der Antipoden im Embryosack:	
				lateral	chalazal
Maydeae . . .	2	1 ²⁾	—	—	2
Andropogoneae	5	5	—	1	3
Zoysieae . . .	1	1	—	1	—
Panicaceae . . .	2	2	—	—	2
Oryzeae . . .	1	1	—	—	1
Phalarideae . .	1	1	—	1	—
Agrostideae . .	3	1	—	2	—
Aveneae . . .	4	3	1	3	1
Festuceae . . .	12	9	3	4	3
Chlorideae . . .	2	2	—	1	1
Hordeae . . .	12	10	2	8	—
	45	36	8	21	13 ²⁾

Wir sehen also, daß aus 45 untersuchten Arten bei der Mehrzahl derselben (d. h. bei 36) die Erscheinung der Polyantipodialität beobachtet

1) Leider blieben dem Verfasser folgende Arbeiten völlig unbekannt: Nishimura, H., Comparative morphology and development of *Poa pratensis*, *Phleum pratense* and *Setaria italica*. — Coulon, J., Développement parthénogénétique du *Nardus stricta*. — Coulon, J., *Nardus stricta*, étude physiologique.

2) Was den anderen Vertreter der Maydeen — *Coix Lacrima* — anbetrifft, so ist hier die Zahl der Antipoden bis jetzt unbekannt geblieben.

3) Die Lage der Antipoden im Embryosack ist bei elf Gramineenarten unbekannt (oder bleibt noch nicht ganz aufgeklärt).

wird; diese Erscheinung ist nicht für irgendeine Unterfamilie der Gramineen charakteristisch, wie aus der angeführten Tabelle zu ersehen ist, finden wir die Polyantipodialität in allen Unterfamilien. Die größte Zahl von Antipoden ist bei *Molinia coerulea* (43) konstatiert. Die größte Kernzahl in den Antipoden ist bei *Triticum vulgare* (18) beobachtet worden. Bei drei Arten finden wir zwar nur drei Antipoden, doch sind die letzten mit 2—4 Kernen versehen; wir können deshalb diese Arten als Übergangsarten betrachten. Bei den übrigen fünf Arten mit drei Antipoden ist die Zahl der Kerne bei vier unbekannt, nur eine Art besitzt drei Antipoden mit je einen Kern (*Avena pubescens*). Diese Betrachtung zeigt, daß die Polyantipodialität bei Gramineen, wenigstens in den Grenzen, in denen die Gramineen bis jetzt erforscht sind, ziemlich verbreitet ist. Die angeführte Tabelle zeigt weiter, daß bei der Mehrzahl der untersuchten Gramineen die Antipoden eine laterale Stellung im Embryosack einnehmen.

Nach den Literaturangaben kann die Vermehrung der Antipodialkerne auf zwei Wegen erfolgen: mitotisch und amitotisch; verschiedene Autoren geben die beiden Typen der Kernteilung an (Huß 1906, Cannon 1900, Körnicke 1896 und andere). Was meine eigenen Beobachtungen anbetrifft, so habe ich in den Antipoden beide Typen der Kernbildung wahrgenommen. Die ziemlich oft in den Antipoden vorkommenden Bilder von bisquitähnlichen Figuren, welche die Kerne der Antipoden annehmen, deuten darauf hin, daß hier eine Amitose stattfindet. Andererseits kann man auch typische Phasen der Mitose vorfinden.

Wenden wir uns jetzt zur Frage über die Typen der Antipoden, die wir bei den Gramineen vorfinden. Wenn auf Grund des vorhandenen Materials es leicht ist die Frage über die Verbreitung der Polyantipodialität bei den Gramineen zu beantworten, so ist es viel schwieriger die Frage über die Typen der Antipoden in dieser Familie zu lösen und diese Typen (in dem Fall, wenn es mehrere gibt) zu klassifizieren. Schon die oben angeführte Tabelle zeigt, daß wir es hier mit verschiedenen Typen von Antipoden zu tun haben; die wichtigsten Momente, welche diese Typen bestimmen, sind wahrscheinlich: die Zahl der Antipoden, die Zahl der Kerne in den Antipoden und die Lage derselben im Embryosack, d. h. die Merkmale, welche in den eben angeführten Tabellen hervorgehoben wurden. Wenn wir die eben erwähnten Momente ins Auge fassen, so können wir, wie es scheint, in der Familie der Gramineen folgende Antipodentypen unterscheiden:

- I. Die Antipoden befinden sich im Chalazalen Teil des Embryosackes.
 1. Drei einkernige Antipoden (bis zur Zeit noch nirgends gefunden, doch theoretisch möglich).
 2. Drei mehrkernige Antipoden (*Sesleria coerulea*).
 3. Viele einkernige Antipoden (*Gynerium argenteum*).
 4. Viele mehrkernige Antipoden (*Avena sativa*, *Andropogon Ischaemum* und viele andere).
- II. Die Antipoden liegen im lateralen Teil des Embryosackes.
 1. Drei einkernige Antipoden (*Avena pubescens*).
 2. Drei vielkernige Antipoden (*Cornucopiae nocturnum*).
 3. Viele einkernige Antipoden (*Andropogon Caucasicum*, *Diplachne serotina* und viele andere).
 4. Viele mehrkernige Antipoden (*Agrostis canina*, *Avena fatua*, und viele andere).

Es scheint mir möglich bei den Gramineen acht Typen von Antipoden zu unterscheiden, wobei der erste der bezeichneten Typen (d. h. drei einkernige Antipoden im chalazalen Teil des Embryosackes) von mir nur hypothetisch aufgestellt ist. Das ist der Typus, welcher bis heute bei der Mehrzahl der Angiospermen konstatiert wurde und es ist nicht unglaublich, daß dieser Typus auch bei den Gramineen gefunden wird. Die ungenügende Kenntnis der Embryosäcke der Gramineen erlaubt fürs erste nicht die Frage zu lösen, für welche Unterfamilie der eine oder der andere Typus der Antipoden charakteristisch ist. Es wurden schon Versuche gemacht die Antipoden zu klassifizieren; einige Autoren bauten diese Klassifikation auf physiologischer Grundlage auf, andere dagegen gingen dabei vom morphologischen Standpunkt aus. Der Versuch einer Klassifikation der Antipoden bei Gramineen kann nicht als eine feste Base für die phylogenetische Ableitung der einen oder der anderen antipodiale Typus bei Gramineen dienen, denn dieselben sind, wie schon darauf hingedeutet wurde, nur wenig von diesem Standpunkte untersucht worden. Nichtsdestoweniger wollte ich hier einige Vermutungen über das mögliche Alter des einen oder des anderen Antipodentypus aussprechen. Zu diesem Zwecke scheint es mir unumgänglich zuerst die Frage über die vergleichend-morphologische Bewertung der Antipoden zu berühren; bevor man zur Lösung der Frage über das Alter irgendeines Gebildes schreitet, muß man über sein morphologisches Wesen (Homologie) genau unterrichtet sein.

In der Literatur wurde die Frage über die Homologisierung der Antipoden mehrmals diskutiert. Am verbreitetsten scheint die Meinung zu sein, daß die Antipoden ein Homolog des Gymnospermenprothalliums sind; Diese Meinung vertreten: Strasburger (1879, 1907), Vesque (1878), Guignard (1881), Goldflus (1898), Goebel (1923), Huß (1906), Tretjakow (1895), Schürhoff (1919).

Einige Autoren betrachten die Antipoden als ein reduziertes Archeonium. Diese Meinung vertritt: Porsch (1907), Lotsy (1899, 1911).

Eine gesonderte Stellung nimmt zu dieser Frage Chamberlain (1895) ein, der vielkernige Antipoden bei *Aster Novae Angliae* beobachtet hat. Einerseits betrachtet er die Antipoden ihrer Funktion nach als Oosphären und hält sie für den weiblichen Geschlechtsapparat. Andererseits hält derselbe Autor die Antipoden für anormal liegende Makrosporen. Es ist schwer diese dualistische Anschauung über das Wesen der Antipoden zu begreifen.

Mir scheint es, daß die Anschauung, laut welcher die Antipodialzellen als Zellen des Prothalliums zu betrachten sind, am plausibelsten ist.

Bei der Gruppierung der Antipoden in eine oder die andere genetische Reihe stellt man sich die Frage, welcher ein Typus der Antipoden bei Gramineen älter und welcher jünger ist. Es sei mir gestattet bei der Diskussion dieser Frage einige Erwägungen auszusprechen.

Es scheint mir, daß bei der phylogenetischen Beurteilung die Lage der Antipoden im Embryosack gar keine Bedeutung hat. Es wird oft beobachtet, daß die Antipoden im Embryosack nicht mehr ihre polare Stellung beibehalten (von dieser Stellung im Embryosack haben diese Gebilde ihre Benennung erhalten); solch eine abweichende Stellung der Antipoden können wir bei vielen anderen Pflanzen beobachten und deshalb kann wohl diesem Umstand keine große Bedeutung beigemessen werden.

Welche Embryosäcke sind älter, die welche drei Antipoden besitzen oder Embryosäcke mit vielen Antipoden? Vielleicht kann uns bei der Beantwortung dieser Frage die schon längst ausgesprochene Erwägung nützlich sein (sie wurde zwar von Nägeli bei einer anderen Gelegenheit ausgesprochen), laut welcher eine unbestimmte wechselnde Zahl von Gebilden als ein ursprünglicheres, älteres, primitives Merkmal zu betrachten ist, im Vergleich zu den Fällen, wo die Zahl der Gebilde bestimmt fixiert ist.

Diese Erwägung erlaubt uns die Embryosäcke mit vielen Antipoden für älter als diejenigen, die drei Antipoden enthalten, zu erklären. Solch eine Auffassung könnte mit der Deutung der Antipoden als

Reste des Prothalliums der Gymnospermen in Einklang gebracht werden. Die älteren Embryosäcke müssen als Merkmal ihres Alters auch eine größere Zahl der Prothalliumzellen besitzen. Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung reduzierte sich allmählich die Zahl der Antipoden, indem schließlich diese Gebilde nur in der streng fixierten Zahl drei vorkamen. Man kann auch Übergangsstadien eines solchen Entwicklungsganges vorfinden (viele einkernige Antipoden, drei vielkernige Antipoden, drei einkernige Antipoden).

Doch können hier auch andere Ansichten geäußert werden. Wir müssen zugeben, daß nur die Synergiden allein im Embryosack die Tätigkeit sich zu teilen eingebüßt haben (ausgenommen die Fälle, wo aus den Synergiden adventive Embryos gebildet werden). Die Antipoden hingegen behalten als Zellen des Prothalliums die Fähigkeit sich zu teilen bei, dadurch wird die Zellmasse des Prothalliums vergrößert. Einige Gramineenarten, die von dem einen oder dem anderen Ast des genetischen Stammes sich abgesondert haben, konnten länger als andere die Fähigkeit der Vermehrung von Antipoden beibehalten, d. h. sie konnten länger die vermehrte Zahl der Antizellen im Prothallium aufweisen und behielten deshalb wiederum Merkmale einer Primitivität bei. Phylogenetische jüngere Embryosäcke büßten diese Fähigkeit zur Vermehrung der Antipoden ein.

Diese Erwägungen können natürlich fallen gelassen werden, so bald wir die Erscheinung der Polyantipodialität für sekundär erklären und den Typus „drei Antipoden mit einem Kern“ als den älteren und primitiveren bezeichnen. Infolge von uns unbekannten ökologischen Ursachen konnten die drei einkernigen Antipoden anfänglich sich eine Fähigkeit aneignen, die Kerne zu vermehren, ohne daß Querwände zwischen denselben gebildet werden; so entstand der zweite Typus „drei vielkernige Antipoden“. Später bildeten sich zwischen den Kernen dieser Antipoden Querwände und so entstand der Typus „vieler einkernigen Antipoden“. Infolge der Vermehrungsfähigkeit ihrer Kerne entstand schließlich der letzte Typus „viele Antipoden mit mehreren Kernen“.

Ich führe hier nur diese Erwägungen an und glaube, daß die endgültige Lösung der Frage mit der weiteren embryologischen Erforschung der Gramineen zusammenhängt.

Bevor man zur Diskussion über die Rolle der Antipoden übergeht, muß die Frage über die Länge des Lebenszyklus der Antipoden, über den Beginn ihrer Vermehrung und die Zeit ihres Absterbens berührt werden. Diese Fragen sind ohne Zweifel mit der Rolle der Antipoden im Leben des Embryosackes verbunden.

Daß der Zeitpunkt der Antipodenvermehrung eine große Bedeutung haben kann, zeigt die Arbeit von Schoenebeck (1924). Bei der Besprechung der Antipodenvermehrung bei drei Familien aus der Ordnung der Pandanales; bei den Pandanaceae, Sparganiaceae und Typhaceae hebt er folgendes Moment hervor. Bei den Pandanaceen erfolgt die Vermehrung der Antipoden vor der Befruchtung, bei den Sparganiaceen vor der ersten Teilung der Endospermkerne, bei den Typhaceen erfolgt dieser Vorgang nur dann, wenn schon einige Kerne des Endosperms gebildet sind. Schoenebeck will hier eine progressive Reihe sehen, wobei für den Autor selbst die Frage, was hier primitives ist: das Verhalten der Antipoden bei den Pandanaceen oder bei den Typhaceen, unentschieden bleibt.

Wann fangen bei den Gramineen die Antipoden an sich zu vermehren? Kehren wir zu meinen Untersuchungen zurück. Meine Untersuchungen zeigen, daß bei allen von mir untersuchten 14 Gramineenarten die Antipoden vor der Befruchtung sich zu vermehren beginnen. Für gewöhnlich fällt die Antipodenvermehrung mit dem Moment der Reifung des Embryosackes zusammen, d. h. mit der Zeit der Formierung des Geschlechtsapparates oder der Verschmelzung der polaren Kerne. Was die Literaturangaben betrifft, so ist nicht bei allen Autoren der Moment der Antipodenbildung zeitlich bestimmt, einige Autoren unterlassen es bei der Beschreibung von einzelnen Arten dieses Moment zu erwähnen. Doch muß bemerkt werden, daß ein Teil der Autoren sich dafür ausspricht, daß die Antipoden bei den Gramineen sich vor der Befruchtung zu vermehren beginnen. Folglich muß die Polyantipodialität bei den Gramineen von analogen Erscheinungen bei anderen Pflanzen unterschieden werden, z. B. bei den Sparganiaceae, bei welchen die Antipoden sich nach der Befruchtung zu vermehren beginnen.

Was den Zeitpunkt des Absterbens der Antipoden anbetrifft, so beginnt dasselbe nach der Befruchtung oder fällt mit der Befruchtung oder mit den ersten Phasen der Endospermbildung zusammen. Zuweilen bleiben die Antipoden länger erhalten, z. B. bis zur Phase des achtzelligen Embryos (bei *Molinia*).

Darüber sprechen viele Autoren und ich selber habe denselben Vorgang beobachtet. Im allgemeinen kann man sagen, daß die Lebensdauer der Antipoden sehr begrenzt ist.

Schon seit den Arbeiten von Westermajer (1890) interessierte sich eine Reihe von Autoren für die Rolle der Antipoden im Leben des Embryosackes. Um Platz zu sparen werde ich hier nicht die ein-

zelen Autoren, die sich für diese Frage interessierten, erwähnen, auch unterlasse ich die Stellungnahme dieser Autoren zur berührten Frage anzuführen. Das Fehlen von experimentellen Untersuchungen auf diesem Gebiet zwingt uns zur größten Vorsicht bei der Beurteilung der Ansichten über die Rolle der Antipoden im Leben des Embryosackes. Diese Frage kann nur auf dem Wege des Experimentes und nicht durch theoretische Überlegungen gelöst werden.

Die Fälle eines frühen Absterbens der Antipoden im Embryosack vieler Pflanzen oder einer nur kurzen Lebensdauer dieser Gebilde, welche mehrmals von vielen Autoren konstatiert werden, deuten ohne Zweifel darauf hin, daß die Antipoden im Leben des Embryosackes keine Rolle spielen. Im Gegenteil zeigt die Erscheinung der Polyantipodialität bei einigen Pflanzen, daß hier den Antipoden eine gewisse Rolle zukommt. Es kann sehr leicht möglich sein, daß die Antipoden nach ihrer Funktion als ein vielseitiges Organ betrachtet werden müssen: bei verschiedenen Pflanzen kann dieses Organ eine verschiedene Rolle spielen.

Der Embryosack braucht, besonders in den letzten Lebensstadien nach der Befruchtung, ohne Zweifel eine Zuführung von Nährstoffen; diese Rolle können bei verschiedenen Pflanzen verschiedene Teile der Samenanlage und des Embryosackes auf sich nehmen: Antipoden, Haustorien, die Hypostase (van Tieghem 1901, Täckholm 1915, Stolt 1921) und der Basalapparat des Endosperms (s. unten). Schließlich können auch die Makrosporen, die ziemlich lange am Leben bleiben, die Überführung der Nährstoffe auf sich nehmen, wie z. B. Täckholm (1914, 1915) und Palm (1914) beobachtet haben, denn es fehlen die Antipoden in dem Falle, wo mehrere Makrosporen unter dem Embryosack erhalten bleiben. In allen diesen Fällen führen morphologisch verschiedene Organe eine und dieselbe physiologische Rolle aus.

Wir sehen oben, daß bei den Gramineen acht Typen von Antipoden vorhanden sind. Deshalb müssen wir bei der Diskussion der Frage über die Rolle der Antipoden im voraus darauf hinweisen, von welchem diese acht Typen jedesmal die Rede ist. Dieser Umstand scheint die Lösung der oben gestellten Frage bedeutend zu erschweren. Mir scheint es, daß die Antipoden der Gramineen zweifellos an der Übertragung von Nährstoffen in den Embryosack und in das sich aus den Zellen des Nucellus entwickelnde Endosperm beteiligt sind. Diese Rolle können sie nur im lebenden Zustande ausführen, bei ihrer Degeneration und bei ihrem Absterben fördern diese Gebilde wahrscheinlich die energische Zellteilung, welche im Endosperm und in dem in Ent-

wicklung begriffenen Embryo vor sich geht. Es ist anzunehmen, daß die absterbenden Antipoden hier die Nekrohormone produzieren, welche nach Haberlandt (1921, 1921, 1921, 1922, 1922, 1922)¹⁾ in den absterbenden Zellen gebildet werden. Die Erhaltung der Antipoden bis zum Beginn der Endosperm Bildung und ersten Zellteilungen des wachsenden Embryos ist, wie mir scheint, eine Erscheinung von äußerster Wichtigkeit für die Beurteilung der Frage über die Rolle der Antipoden bei den Gramineen. Was die oben berührte Frage betrifft, welchen von den Antipodentypen die oben angegebene Rolle zukommt, so denke ich, daß alle Typen von Antipoden in gewissem Maße die Übertragung von Nährstoffen in den Embryosack ausführen; die Antipodentypen unterscheiden sich voneinander nur durch den Grad der Vollkommenheit, mit der diese Rolle ausgeführt wird: eine große Zahl von Zellen mit vielen Kernen führt diese Rolle besser aus, als drei einkernige Antipoden. Weiter glaube ich, daß die Lage der Antipoden im chalazalen oder lateralen Teil des Embryosackes keine große Bedeutung für die Förderung oder Abschwächung der Ernährungsfunktionen der Antipoden hat.

Wenn wir etwas näher über die Erscheinung der Polyantipodialität zu sprechen kommen, so können wir nicht den sogenannten Basalapparat umgehen. Unter dem Basalapparat versteht man einen Komplex von Endospermzellen, die an der Basis des Embryosackes gebildet werden, während die übrigen Elemente des Endosperms in der wandanliegenden Plasmaschicht des Embryosackes im nuklearen Zustande sich befinden. Dieser Apparat wurde von Tischler (1912) bei einer *Ananassa*art beschrieben. Bei der Beschreibung der Antipoden bei dieser Pflanze deutet Tischler darauf hin, daß ihre Antipoden mit dem „Basalapparat“, welcher im chalazalen Teil des Embryosackes sich entwickelt, leicht zu verwechseln sind. Er schreibt über die Antipoden (S. 31): „Letztere interessieren uns hier besonders, weil wir bei der parthenogenetischen Endosperm Bildung gerade an ihrer Stelle einen eigentümlichen „Basalapparat“ finden werden, der leicht mit ihnen verwechselt werden kann“. Tischler weist darauf hin, daß diese beiden Zellkomplexe schwer zu unterscheiden sind und setzt seine Erwägungen noch weiter fort. Er meint, daß der bekannte Komplex der vielen Antipoden bei *Sparganium*, welcher von Campbell beschrieben wurde, auch aus dem Endosperm hervorgegangen ist, d. h. auch den sogenannten „Basalapparat“ vorstellt. Tischler schreibt (S. 33): „Mir fällt auf, daß die angeblichen „Antipoden“

1) Siehe auch das Sammelreferat von A. E. Shadowsky (russisch, 1924).

hier ebenfalls erst nach der Befruchtung sich zu diesem starken Zellkomplex vermehren sollen, und ich möchte meinen, daß erneute Untersuchung vielleicht hier auch einen endospermalen „Basalapparat“ feststellen dürfte. Sonst wäre die äußere Ähnlichkeit zweier morphologisch ungleichwertiger Zellelemente eine sehr verwunderliche“ . . . „Als Kriterium, ob wir es bei *Ananassa* mit veränderten Antipoden, wie wohl in unserer Fig. 16, oder einem endospermalem Gewebe zu tun haben, dient mir die Existenz von freien Kernen des Embryosackwandbelages, die sich immer schon vor dem Basalapparat einstellen. Die Zellen des letzteren sind sehr plasmareich, oft findet sich der Kern in recht charakteristischer Weise in einer „Tasche“ in der Mitte befestigt. Soweit ich sehe, werden niemals zwei Kerne in einer Zelle eingeschlossen. In Fig. 21 haben wir ein paar Zellen von der var. *microcephala* bei stärkerer Vergrößerung als in der Textfig. 6 gezeichnet. Wovon die verschiedene Größe der Basalzellen abhängt, vermag ich nicht anzugeben“.

Es scheint, daß Jacobsson-Stjasny (1914) ganz unabhängig von Tischler ebenso die Ansicht äußert, daß der Antipodenkomplex bei *Sparganium* und *Araceae* möglicherweise aus dem Endosperm hervorgegangen ist; dieser Autor führt wenigstens in seinem Literaturverzeichnis Tischlers Arbeit nicht an. So schreibt Jacobsson-Stjasny: „Es wäre daher sehr leicht möglich, daß das nach der Befruchtung auftretende starke, sogenannte Antipodengewebe dem basalen Endosperm von *Anthurium* entspricht, mit dem es morphologisch übereinstimmt“ (S. 559) und weiter: „Auch in diesem Falle dürfte es sich jedoch um eine irrtümliche Auslegung der Befunde handeln und *Sparganium* ebenso wie andere *Araceae* einen gekammerten Embryosack und ein großzelliges basales Endosperm, nicht aber ein Antipodengewebe aufweisen. Über diese Verhältnisse kann man jedoch ohne Nachprüfung zu keinem abschließenden Urteil gelangen“ (S. 561)¹⁾.

In der interessanten Arbeit von Palm (1915) kann man ebenfalls viele Hinweise auf die Möglichkeit einer Verwechselung der Antipoden mit dem Basalapparat finden. Palm schreibt: „Die in der Literatur erwähnten Fälle einer abweichenden Antipodenausbildung lassen sich ohne Schwierigkeit auf irrtümliche Deutung früherer Endospermstadien zurückführen“ (S. 19).

Über die Möglichkeit der Verwechselung von Antipoden mit Basalzellen des Endosperms wird auch auf der S. 20 derselben Arbeit ge-

1) Siehe auch die andere und ausführlichere Arbeit von Jacobsson-Stjasny: Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen (1916), in welcher sich schon Bemerkungen über die Untersuchungen von Tischler finden.

sprochen. Viel bestimmter äußert sich Palm über die Antipoden von Araceen und Sparganiaceen. So schreibt er auf Seite 21: „Die mächtig vermehrten Antipoden, die sowohl Sparganium als auch die Araceen *Symplocarpus* und *Lysichiton* u. a. kennzeichnen sollen, sind in der Tat sicherlich ein endospermaler Basalapparat von ähnlichem Typus wie bei *Tillandsia*, *Xyris* u. a.“ (siehe auch Palm, Seite 27—28).

Ferner bezweifelt Palm auch die Genauigkeit der Beobachtungen von Hill (1900) über die vielen Antipoden bei *Triglochin*; Palm hält es für richtiger, diese Gebilde als Zellen des Endosperms zu betrachten (S. 21).

Asplund (1920) neigt auch zur Ansicht, in den Antipoden von Sparganium und Araceen, die von Campbell beschrieben wurden, ein „helobiales Endosperm“ (S. 39) zu sehen.

Während die eben zitierten Autoren das antipodiale Wesen des Zellkomplexes im Embryosack der Araceen und Sparganiaceen bezweifeln, spricht Stolt (1921) auch Zweifel über das Wesen des Antipodenkomplexes bei Gramineen aus. Er spricht (S. 19): „Dagegen ist es strittig, was die zuletzt angeführten Arten angeht, wenn nicht irgendeine Verwechslung zwischen Antipoden und basalen Endospermzellen stattgefunden hat, da hier wahrscheinlich der *Helobiae*-Typus vorliegt (z. B. Palm 1915, S. 35)“.

Im selben Jahr 1921 erschien die Arbeit von Schürhoff, die speziell den Untersuchungen des Vermehrungsvorganges bei Sparganiaceen gewidmet war. Schürhoff deutet mit Bestimmtheit darauf hin, daß der an der Basis des Embryosackes sich befindende Zellkomplex bei *Lysichiton* (Araceen), der von Campbell (1900) als Antipoden gedeutet wurde, einen Basalapparat vorstellt, da die Antipoden bei dieser Pflanze schnell absterben. Schürhoff unternahm eine spezielle Untersuchung von verschiedenen Sparganiumarten, die Resultate dieser Untersuchungen bestätigen restlos die Untersuchungen von Campbell. Bei Sparganiaceen erwies sich der Zellkomplex als eine Gruppe von durch Vermehrung entstandenen Antipoden und nicht als ein „Basalapparat“.

Als eine Warnung vor der Verwechslung von Antipoden mit dem Basalapparat des Endosperms können auch die Worte von Schürhoff (1924) betrachtet werden; derselbe schreibt über *Sparganium minimum*: „Nachdem Tischler (1912) und Palm (1915) das Antipodengewebe als Basalapparat gedeutet hatten, wies Schürhoff (1920) nach, daß es tatsächlich durch Vermehrung der Antipoden entstehe“ (S. 11). Nach der Arbeit von Schürhoff (1924) zu urteilen ist der

Basalapparat bei sehr vielen Monokotylen und Dikotylen vorhanden; dieser Apparat ist auch in der letzten Arbeit von Schürhoff (1925) bei *Saxifraga* nachgewiesen.

Goebel (1923) vertritt auch den Standpunkt von Palm in der Frage über die Verwechselung der Antipoden bei *Sparganiaceen* und bei *Araceen* mit dem endospermalen Apparat, er zitiert diesen Verfasser (S. 1753); weiter erwähnt Goebel, daß die Funktion der Antipoden einer solchen der Endospermkerne entspricht.

Die eben angeführten Angaben über den Basalapparat veranlaßten mich zu größter Vorsicht bei der Beurteilung des Zellkomplexes, welchen ich bis zur letzten Zeit als Antipoden bezeichnete. Alle angeführten Warnungen und Zweifel an der antipodialen Natur dieses Zellkomplexes ließen bei mir die Frage aufkommen: haben wir es bei den Gramineen mit einer Erscheinung der Polyantipodialität zu tun oder ist hier ein Basalapparat vorhanden? Ich mußte zum Schluß kommen, daß wir es hier zweifellos mit einer Vermehrung von Antipoden zu tun haben. Meine Schlüsse werden bestätigt durch die Tatsache, daß bei den Gramineen die Antipoden sich vor der Befruchtung zu vermehren beginnen, folglich vor der Bildung jenes Organes (d. h. des Endosperms), mit dem die Antipoden verwechselt werden konnten. Viele der von mir angeführten Abbildungen von reifenden Embryosäcken enthalten Polkerne, die oft noch nicht mit einander verschmolzen sind, während dieselben Embryosäcke schon Anhäufungen von vielen Antipoden aufweisen. Hierbei tritt noch die sehr charakteristische laterale Stellung der Antipoden bei vielen Gramineen hinzu, die eine Verwechselung dieser Gebilde mit Kernen des nuklearen Endosperms garnicht möglich macht; noch weniger kann man diese Gebilde mit dem Basalapparat verwechseln, denn der letztere nimmt gewöhnlich den chalazalen Teil des Embryosackes ein.

Wenn die Antipoden der Gramineen nicht als ein Basalapparat anzusehen sind, so kann doch die Frage gestellt werden, ob die Antipoden nicht als solche die Rolle des Endosperms auf sich nehmen können? Daß die Kerne des Embryosackes potenzielle Antipoden oder Kerne des Endosperms sein können (oder umgekehrt die Endospermkern-Kerne der Antipoden sein können), zeigt der Embryosack bei *Peperomia* (Abele 1924). So sind bei *Peperomia incana* im Plasma des Embryosackes die Kerne so verteilt, daß es unmöglich ist zu unterscheiden, welche von ihnen die Kerne der Antipoden und welche Kerne des Endosperms sind. Auch Modilewsky führt noch im Jahre 1908 (zur Samenentwicklung einiger *Urticifloren*, *Flora*, 98)

einen Fall an, wo die Antipoden bei *Urtica cannabina* die Rolle der Endospermkerne spielen. Doch die deutlichen Anzeichen der Degeneration von antipodialen Kernen und Zellen bei den Gramineen und das Einschreiten von Endospermkernen, welche die Antipodialkerne ersetzen — dieses alles deutet darauf hin, daß hier die Antipoden nicht die Rolle des Endosperms ausführen können.

Zusammenfassung.

1. In der Erforschung der Embryologie der Gramineen haben etwa 40 Gelehrte teilgenommen; es wurden die charakteristischen Züge der Embryogenie der Gramineen festgestellt: Polyantipodialität, der nukleare Endospermtypus, das Fehlen des Basalapparates, die Entwicklung eines Fadenapparates bei einigen Arten, dreikernige Pollenkörner.
2. Die Embryosäcke der Angiospermen enthalten eine verschiedene Zahl von Kernen infolge von ihren verschiedenen Entwicklungstypus.
3. In den bis jetzt bekannten Typen von Embryosäcken (man kann gegenwärtig 8 Entwicklungstypen von Embryosäcken feststellen — Palm) ist die Zahl von Synergiden, Antipoden und Polkernen verschieden.
4. Jeder Kern des Embryosackes entsteht normalerweise als Resultat einer gleichen Zahl von Teilungen der Makrospore.
5. Von diesem Entwicklungstypus werden Abweichungen beobachtet, die dadurch entstehen, daß einzelne Kerne im Vergleich zu anderen eine ungleiche Zahl von Teilungen durchmachen.
6. Solche Abweichungen können zweierlei Art sein: entweder wird die Zahl der Kerne im Embryosack durch eine Einschränkung der Teilungen bei einigen Kernen hervorgerufen, oder aber es tritt eine Vermehrung der Kerne (und Zellen) im Embryosack infolge einer Vermehrung von Kernteilungen ein.
7. Zum letztgenannten Typus von Abweichungen muß die Vermehrung von antipodialen Kernen und Zellen bei verschiedenen Familien der Angiospermen: den Sparganiaceen, Araceen(?), Typhaceen, Pandanaceen, Gentianaceen, Juncaginaceen, Compositen, Rubiaceen, Ranunculaceen, Asclepiadaceen und Gramineen gezählt werden. Die größte Zahl von Antipoden (150) wurde bei *Sparganium* (Campbell) festgestellt.

8. Verfasser hat Beobachtungen an Antipodentypen bei 14 Gramineenarten, die sieben Unterfamilien angehören, unternommen, es wurden Gramineenarten aus folgenden Unterfamilien untersucht: 1. Andropogoneen, 2. Zoysieen, 3. Paniceen, 4. Agrostideen, 5. Aveneen, 6. Festuceen und 7. Chlorideen.
 9. Von den aufgezählten Unterfamilien wurden die Zoysieen, Paniceen und Chlorideen zum erstenmale von dem uns interessierenden Standpunkt untersucht.
 10. Von 13 Unterfamilien der Gramineen bleiben in dieser Beziehung nur zwei Unterfamilien: Tristegineen und Bambuseen noch unerforscht.
 11. Von 100 embryologisch untersuchten Gramineen ist der Charakter der Antipoden nur bei 45 Arten bekannt; es muß aber festgestellt werden, daß Antipoden bei allen untersuchten Graminen vorhanden sind.
 12. Von den 45 untersuchten Gramineen ist bei 36 Arten die Erscheinung der Polyantipodialität bekannt, nur 8 Arten besitzen je 3 Antipoden. Außerdem ist bei 21 Arten die Lage der Antipoden im Embryosack lateral und bei 13 Arten chalazal.
 13. Die Zahl des Antipoden schwankt bei den Gramineen von 3 bis 43 (*Molinia Coerulea*). Die Zahl der Kerne von 1 bis 18 (*Triticum vulgares*).
 14. Bei den Gramineen können 8 Typen der Antipoden auf Grund ihrer Lage im Embryosack (lateral oder chalazal), ihrer Zahl und der Zahl ihrer Kerne unterschieden werden.
 15. Die Vermehrung der Antipoden fängt lange vor der Befruchtung an. Nach der Befruchtung fangen die Antipoden an abzustarben.
 16. Das Absterben der Antipoden nach der Befruchtung, während der Reifung des Endosperms und der Entwicklung der Embryos lässt den Gedanken aufkommen, daß die Antipoden eine Rolle bei der Übertragung von Nährstoffen in den Embryosack spielen.
 17. Der antipodiale Komplex kann in keinem Fall mit dem Basalapparat verwechselt werden; einen solchen Apparat besitzen die Gramineen nicht.
-

Literaturverzeichnis.

- 1) Abele, K., Untersuchungen an Gametophyten von *Peperomia incana*. Botanisch. Archiv 1924, Bd. VII, Nr. 3—4.
- 2) Asplund, E., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. Kungl. Svenska Vetenskapsakadem. Handlingar 1920, Bd. LXI.
- 3) Campbell, D. H., Studies on the Flower and Embryo of *Sparganium*. Proceedings of the California Academy of Sciences. 3. Ser. Botany 1899, Vol. I, Nr. 9.
- 4) Ders., Notes on the structure of the embryosac in *Sparganium* and *Lysichiton*. Botanic. Gazette 1899, Bd. XXVII.
- 5) Ders., Studies on the Araceae. Annals of Botany 1900, Vol. XIV.
- 6) Cannon, W. A., A morphological Study of the Flower and Embryo of the wild oat *Avena fatua* L. Proceedings of the California Academy of Sciences 1900, Ser. 3, Vol. I, Nr. 10.
- 7) Chamberlain, C. Y., The embryosac of *Aster Novae Angliae*. Botanical Gazette 1895, Vol. XX.
- 8) Ekstrand, H., Zytologie und Embryologie der Gattung *Plantago*. Svensk. Botan. Tidskrift 1918, Bd. XII, H. 2.
- 9) Ernst, A., Ergebnisse neuerer Untersuchungen über den Embryosack der Angiospermen. Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft 1908, Bd. XCI.
- 10) Fischer, A., Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 1880, Bd. XIV.
- 11) Goebel, K., Organographie der Pflanzen 1923, Th. 3, H. 3.
- 12) Goldflus, M., Sur la structure et les Fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées. Extrait du Journal de Botanique 1898—1899, T. XII—XIII.
- 13) Golinsky, St. J., Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Andröceums und des Gynäceums der Gräser. Botanisches Centralblatt 1893, Bd. LV.
- 14) Guignard, L., Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes. Bulletin de la Société Botanique de France 1881, T. XXVIII.
- 15) Ders., Recherches sur le sac embryonnaire des phanérogames angiospermes. Annales des Sc. Naturelles, Botanique 1882, T. XIII, Ser. VI.
- 16) Ders., Le double fécondation chez les Renonculacées. Journal de Botanique 1901, T. XV.
- 17) Haberlandt, G., Wundhormone als Erreger von Zellteilung. Beiträge zur allgemeinen Botanik 1921, Bd. II.
- 18) Ders., Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana*. Sitzungsberichte d. Preuß. Akad. d. Wissensch. 1921.
- 19) Ders., Die Entwicklung der Eizellen einiger parthenogenetischer Kompositen. Sitzungsberichte d. Preuß. Akad. d. Wiss. 1921.
- 20) Ders., Die Entwicklung der parthenogenetischen Eizellen von *Marsilia Drummondii* A. Br. Sitzungsberichte d. Preuß. Akad. d. Wissensch. 1922.
- 21) Ders., Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung. Befruchtung, Parthenogenesis und Adventivembryonie. Biologisches Zentralblatt 1922, Bd. XLII.
- 22) Ders., Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryonie. Sitzungsberichte d. Preuß. Akad. d. Wiss. 1922.

- 23) Hackel, E., Gramineae in „Die natürlichen Pflanzenfamilien“, Engler und Prantl. 1887.
- 24) Hill, T. G., The structure and development of *Triglochin maritimum*. *Annals of Botany* 1900, 14.
- 25) Hofmeister, W., Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig 1849.
- 26) Ders., W., Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 1858, Bd. I.
- 27) Ders., W., Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. *Abhandl. der Matem.-physisch. Klasse der Königl. Sächsisch. Gesellschaft der Wissenschaften* 1861, Bd. V.
- 28) Huss, H. A., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. *Beihefte z. Botanisch. Zentralblatt* 1906, Bd. XX.
- 29) Jacobsson-Stjasny, E., Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Agiospermen. *Sitzungsberichte d. Kaiserl. Akad. d. Wissenschaft.* Wien 1914, Bd. CXXIII.
- 30) Koernicke, M., Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen. *Verhandlungen d. Naturhistor. Vereins d. Preuß. Rheinlande* 1896, 53, 2.
- 31) Kusnezow, N. I., Wwedenie w sistematiku zvetkowich rastenii. 1914.
- 32) Kuwada, J., On the development of the Pollens and the Embryosack, and the formation of the Endosperm of *Oryza sativa*. *Botanical Magazin Tokyo* 1909, Vol. XXIII.
- 33) Ders., A cytological study of *Oryza sativa* L. *Botanical Magazin Tokyo* 1910, Vol. XXIV.
- 34) Löttscher, K., Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. *Flora* 1905, Bd. XCIV.
- 35) Lotsy, J. P., Contributions to the life history of the genus *Gnetum*. *Annal. d. Jardin botanique d. Buitenzorg*, 1899, II, 1.
- 36) Ders., J. P., Vorträge über Botanische Stammesgeschichte 1911, Bd. III.
- 37) Nishimura, M., On the germination and the polyembryony of *Poa pratensis* L. *Botanical Magazin Tokyo* 1922, Vol. XXXVI.
- 38) Palm, B., Zur Embryologie der Gattung *Aster* und *Solidago*. *Acta Horti Bergiani* 1914, Bd. V, Nr. 4.
- 39) Ders., Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Stockholm 1915.
- 40) Porsch, O., Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen 1907.
- 41) Sax, K., The behavior of the chromosomes in fertilization. *Genetics* 1918, Vol. III.
- 42) Schacht, H., Über Pflanzenbefruchtung. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 1858, Bd. I.
- 43) Schigalew, W. A., Issledowanie nad raswitiem sarodischewogo meschka u *Poa annua* L. 1918 (Manuskript).
- 44) Schoenebeck, B., Die Antipodenvermehrung der Typhaceen. *Berichte d. Deutschen Botanisch. Gesell.* 1924, Bd XLII.
- 45) Schürhoff, P. N., Zur Phylogenie des angiospermen Embryosackes. *Berichte d. Deutschen Botanisch. Gesell.* 1919, Bd. XXXVII.

- 46) Ders., Die Antipodenvermehrung der Sparganiaceae. Sonderabdruck aus Berichte d. Deutschen Botanisch. Gesell. 1921.
- 47) Ders., Die Haploidgeneration der Blütenpflanzen. Sonderabdruck aus Botanische Jahrbücher 1924, Bd. LIX.
- 48) Ders., Zur Zytologie von Saxifraga. Jahrbücher f. wissensch. Botanik 1925, Bd. LXIV.
- 49) Shadowsky, A. E., Gormoni kletocnich delenii (Wundhormone und Nekrohormone) i ich rol w raswitii normalnich, pridatocnich i partenogeneticeskich sarodiscei u rastenii. Uspechi eksperimentalnoi biologii 1924, T. 3, Moskau (russisch).
- 50) Stolt, H., Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 1921, Bd. LXI, Nr. 14.
- 51) Strasburger, E., Die Angiospermen und die Gymnospermen. 1879.
- 52) Ders., Ontogenie der Zelle seit 1875. Progressus rei botanicae 1907, I.
- 53) Täckholm, G., Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung von *Lopezia coronata*. Svensk Botanisk Tidskrift 1914, Bd. VIII.
- 54) Ders., Beobachtungen über die Samenentwicklung einiger Onagraceen. Svensk Botanisk Tidskrift 1915, Bd. IX.
- 55) Tannert, P., Entwicklung und Bau von Blüte und Frucht von *Avena sativa* L. Dissertation Zürich, 1905.
- 56) Tieghem, van P., L'hypostase, sa structure et son rôle constants, sa position et sa forme variable. Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle. 1901, T. VII.
- 57) Tischler, G., Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermen-Früchten. Jahrbücher f. wissensch. Botanik 1912, Bd. LII.
- 58) Tretjakow, S., Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum* L. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1895, Bd. XIII.
- 59) Treub, M., Le sac embryonnaire et l'embryon dans les Angiospermes. Nouvel. rech. Annal. Jard. Botan. d. Buitenzorg 1911, T. IX, Ser. II.
- 60) Vesque, J., Développement du sa embryonnaire des Phanerogames Angiospermes. Annal. d. Sc. Natur. Botanique 1878, Vol. VIII, Ser. VI.
- 61) Westermaier, M., Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. Verhandlungen der Kaiserlichen Leopoldin-Carolinischen Deutschen Akademie der Naturforscher 1890, Bd. LVII, Nr. 1.

Über transversale Kompaßpflanzen.

Von Otto Stocker.

Mit 4 Figuren im Text.

Als Stahl 1881 die ersten „Kompaßpflanzen“ beschrieb, meinte er: „Es ist kaum zu bezweifeln, daß die Zahl der sogenannten Kompaßpflanzen sich noch beträchtlich vermehren wird, sobald man, namentlich in trockenen Vegetationsgebieten, diesen Verhältnissen mehr Aufmerksamkeit schenken wird.“ Diese Erwartung hat sich nicht erfüllt, obwohl Stahl selbst auf seinen Reisen sicher eifrige Umschau gehalten hat. Denn für die nördliche Hemisphäre sind die schon von Stahl beschriebenen beiden Kompositen *Lactuca scariola* und *Silphium laciniatum* (Nordamerika) die einzigen sicher nachgewiesenen Kompaßpflanzen geblieben. Die spärlichen Angaben, die sich sonst noch in der Literatur finden, beziehen sich sämtlich ebenfalls auf Kompositen, betreffen aber nur Beobachtungen vereinzelter unsicherer Fälle bei *Aplopappus rubiginosus*, *Lactuca saligna* und *viminea*, *Chondrilla juncea*, (Stahl und Mayer) *Tanacetum vulgare* (Korzhinsky, vgl. auch Goebel) und *Achillea filipendulina* (Seybold). Auf der südlichen Hemisphäre dagegen bezeichnet Marloth für das Kapland das Vorkommen von Arten mit „steil aufgerichteten, in die Meridianebene eingestellten Blättern“ als eine häufige Erscheinung; aber aus seinen kurzen und unbestimmten Angaben kann man kein sicheres Urteil darüber bekommen, inwieweit es sich um wirkliche Kompaßpflanzen handelt, zumal da Marloth das Wort „Kompaßpflanzen“ nicht gebraucht. *Protea grandiflora* scheint freilich nach Abbildung und Beschreibung eine sehr gute Kompaßstellung einzunehmen, und die meisten *Protea*-, *Leucadendron*- und *Leukospermum*-arten sollen dasselbe Verhalten „in mehr oder weniger ausgesprochenem Grade“ zeigen. Wenn aber Marloth weiterhin meint: „Es gibt kaum eine Familie, welche diese Einrichtung nicht besäße, sofern die Blätter groß genug sind; selbst bei den Sukkulenten zeigt sie sich“, so scheint mir diese Behauptung doch noch der genaueren Nachprüfung zu bedürfen.

Falls es sich bei den von Marloth beobachteten Pflanzen des Kaplandes wirklich um echte Kompaßpflanzen handeln sollte, wäre das

deswegen interessant, weil aus den Wüstenzonen der nördlichen Hemisphäre nichts ähnliches bekannt geworden ist, trotzdem Stahl selbst und Karsten auf ihrer Reise in Mexiko eifrig nach Kompaßstellung gefahndet haben. Sie fanden dort wohl bei den Opuntien vertikal gestellte Flachsprosse, oft in eine Ebene gedrückt, aber eine Bevorzugung der Nord-Süd-Richtung ließ sich nicht nachweisen. Dagegen konnte Karsten später in Halle bei der Einrichtung eines nach Süden liegenden Sukkulntengewächshauses an neugebildeten Opuntiengliedern ausgesprochene Kompaßstellung beobachten. Die Erklärung dieses auffallenden Unterschiedes im Verhalten der Opuntien in ihrer mexikanischen Heimat und in Mitteleuropa sucht Karsten in der verschiedenen Sonnenhöhe unter den geographischen Breiten von Mexiko (Saltillo $25,5^{\circ}$) und Halle ($51,5^{\circ}$). Karsten meint: „Wenn dieser Gedanke richtig ist, so wird man weitere wirkliche Kompaßpflanzen nur in den gemäßigten Zonen außerhalb der Wendekreise erwarten dürfen; nur hier bei niedrigem Sonnenstand hat die Meridionalorientierung Vorteile, die der lediglich vertikalen Blattlage überlegen sind. Sobald die Sonne mehr oder minder senkrecht von oben das Blatt trifft, ist der von Stahl für die Kompaßpflanzen aufgestellte ökologische Vorteil des geringeren Wasserverlustes durch Transpiration und die Milderung des zu intensiven Sonnenlichtes auch schon durch einfache Vertikalstellung der Blattfläche erreicht.“

Verfolgt man diese sehr einleuchtende Ansicht Karstens weiter, so kommt man auf die Möglichkeit, daß es in niederen Breiten doch eine gerichtete Vertikalstellung gibt, die eine noch geringere Sonnenbestrahlung als die beliebige Vertikalstellung gewährleistet, nämlich die Vertikalstellung in der Ost-West-Ebene. Denn bei dieser Stellung trifft auch die niedrig stehende Morgen- und Abendsonne das Blatt im Profil, und da in den niedrigen Breiten der Auf- und Abstieg der Sonne sehr steil erfolgt, wird ein solches Blatt, ohne seine fixe Ost-West-Richtung verändern zu müssen, zu keiner Tageszeit Flächenbestrahlung erhalten. Solche Pflanzen, die man zweckmäßig „transversale Kompaßpflanzen“ nennen kann, habe ich nun unter etwa 30° n. Br. in der ägyptisch-arabischen Wüste tatsächlich gefunden¹⁾.

In den kleineren Wadis der Wüste bei Heluan südöstlich von Kairo sind *Erodium arborescens* Willd. und *Erodium glaucophyllum* L' Herit häufige Erscheinungen, zwei ausgesprochene Wüstenpflanzen Algeriens,

1) Ich bin der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft für ihre Unterstützung meiner Reise zu lebhaftestem Dank verpflichtet.

des nördlichen Ägyptens, des Sinai und Palästinas¹⁾. Fig. 1 zeigt das Vorkommen der beiden Arten in einzelnen, weit getrennten Büschen



Fig. 1. *Erodium arborescens* Willd. und *Erodium glaucophyllum* L'Herit in einem kleinen Wadi beim Observatorium bei Heluan. Außerhalb der Talsohle ist die Steinwüste vollständig vegetationslos. Aufnahme des Verf. 7. III. 1925.



Fig. 2.



Fig. 3.

Fig. 2. *Erodium arborescens* Willd. von Süden her aufgenommen.

Fig. 3. Dieselbe Pflanze von Osten her aufgenommen. Aufnahme des Verf. 7. III. 1925

1) *Erodium glaucophyllum* wurde von der Mission saharienne auch am Südrand der Sahara bei Agadez unter 17° nördl. angetroffen (Foureaux, D'Alger au Congo, Paris 1902, S. 471).

auf dem sonnendurchglühten, nackten Kalktrümmerboden der kleinen Trockentälchen der Wüste. In Fig. 2 sehen wir einen einzelnen Stock von *Erodium arborescens* von Süden aufgenommen, während Fig. 3 denselben Stock von Osten her darstellt. Beide Bilder, namentlich das letztere, zeigen sehr deutlich die ausgesprochene Vertikalstellung der Blätter (man beachte z. B. in Fig. 3 das Blatt rechts mit liegendem Stiel) und ihre meist sehr genaue O—W-Einstellung. Diese „transversale Kompaßstellung“ habe ich an *Erodium arborescens* sowohl wie an *Erodium glaucophyllum* an den verschiedensten Standorten und zu den verschiedensten Tageszeiten immer wieder beobachtet.

Die ökologische Deutung der Transversal-Kompaßstellung ist, wie schon angedeutet, in möglichster Vermeidung von Transpirationsverlusten¹⁾ durch die Temperaturerhöhung bei der Sonnenbestrahlung zu suchen. Daß bei Flächenbestrahlung tatsächlich bedeutend höhere Blattemperaturen auftreten und eine lebhaftere Transpiration stattfindet als bei Profilbestrahlung, hat Karsten bei *Lactuca scariola* gezeigt; schon im deutschen Klima betrugen die Differenzen der Blattemperatur bis zu 7,6° (im Juli) und die Transpiration steigerte sich am Nachmittag zwischen 1³⁰p und 5 p bei wachsender Flächenbestrahlung um durchschnittlich 40%²⁾ gegenüber der mittäglichen Profilbestrahlung von 10 a—1³⁰p, und das im September! Um wieviel mehr muß da die dauernde Profilstellung unter den Bedingungen des Wüstenklimas eine Rolle spielen, wo der Wassergehalt des Bodens am Standort eines *Erodiums* noch nicht einmal 1% betrug, wo die außerordentliche Trockenheit der Luft (die relative Feuchtigkeit betrug im März 1925 in Heluan schon um 8^h morgens durchschnittlich nur 61%, einmal sogar nur 12%), die hohe Lufttemperatur (im März 8^ha durchschnittlich 15,7°, bis 27,6° steigend) und eine fast dauernd unverhüllte Sonnenstrahlung die Transpiration schon in den ersten Morgenstunden aufs äußerste steigern. Unter solchen Bedingungen ist es kein Zufall, daß gerade die relativ großblättrigen *Erodium*-arten (Blätter etwa 3½ cm lang, 2¼ cm breit), die großblättrigsten Pflanzen, die mir bei Heluan zu Gesicht gekommen sind, sich durch transversale Kompaßstellung zu schützen suchen, zumal da ihr Blattbau (Fig. 4) keine Transpirations-Schutzeinrichtungen zeigt: Die Interzellularen sind geräumig, die Spaltöffnungen nicht eingesenkt, von normaler Größe (Länge des Spaltes 15μ) und Anzahl (170 pro qmm). Höchstens

1) Mayer weist auch auf die Möglichkeit einer Schädigung durch gesteigerte Atmung hin.

2) von mir aus Karstens Angaben berechnet.

könnte man als schwache xeromorphe Andeutung die Dicke der Epidermisaußenwand ($4-5\mu$) auffassen, die aber auch kaum über das Mittelmaß von Mesomorphen hinausgeht. An verschiedenen Anzeichen kann man leicht erkennen, daß die beiden Erodien tatsächlich große Schwierigkeiten haben, ihren Wasserhaushalt zu bewältigen: Die Spaltöffnungen sind schon vom frühesten Morgen ab fast stets verschlossen, das Sättigungsdefizit, d. h. die Wassermenge, die von der Pflanze bei Unterdrückung der Transpiration noch nachgesaugt wird, ist hoch (bis 37% ¹⁾, und man trifft an heißen Tagen schon um die Mittagszeit zahlreiche stark angewelkte Blätter, wie die Erodien auch zu den ersten Pflanzen gehören, die Ende April zu verdorren beginnen.

Während die transversale Kompaßstellung für die Einschränkung der Transpiration die „non plus ultra“-Lösung ist, bedeutet sie für die Assimilation die Ausschaltung alles direkten Sonnenlichtes und eines großen Teiles des diffusen Himmelslichtes²⁾.

In diesem Punkt unterscheiden sich die „transversalen“ Kompaßpflanzen scharf von den Kompaßpflanzen selbst, für die ja gerade die günstige Ausnützung des Morgen- und Abendlichtes als wesentlicher Vorteil gilt. Aber für Wüstenpflanzen unter niederen Breiten ist der Ausfall dieses Lichtes nicht von entscheidender Bedeutung. Denn der fast dauernd heitere Himmel spendet eine Überfülle von Licht, die beim Photographieren schon im März und April die Expositionszeit auf $\frac{1}{20}$ bis $\frac{1}{40}$ der bei uns im Hochsommer üblichen herabdrückt. Berücksichtigt man dann noch, daß die sehr offene Bewachsung der Wüste mit meterweiten Abständen der einzelnen Pflanzenstöcke das Licht den Blättern von allen Seiten un-

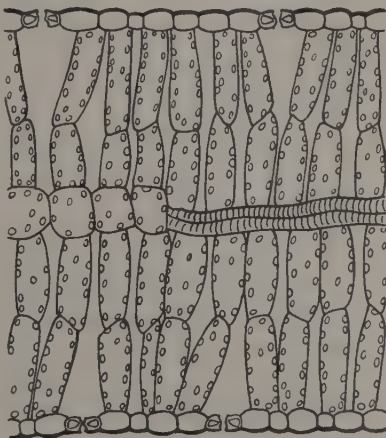


Fig. 4. *Erodium arborescens* Willd., Blattquerschnitt. (—| 0,1 mm.)

1) Eine eingehendere Besprechung dieser physiologischen Angaben werde ich im Zusammenhang meiner sonstigen physiologischen Untersuchungen in einer ausführlichen Arbeit geben.

2) Die Bemerkungen Mayers über Blattstellung und Lichtgenuß auf S 370 seiner Arbeit, namentlich die der Fußnote, sind in wesentlichen Punkten unklar und unzutreffend.

gehindert zuströmen läßt, so erscheint es ganz selbstverständlich, daß das diffuse Licht der tieferen Himmelszonen und das sehr starke von dem Steinboden reflektierte Licht zu einer Assimilation ausreichen, die für das infolge der ungünstigen Verhältnisse sowieso langsame Wachstum genügt. Der isofaziale Bau der Blätter, der übrigens bei den meisten Wüstenpflanzen (Volkens) und bei den Kompaßpflanzen zu finden ist, steht mit diesen Lichtverhältnissen in Übereinstimmung.

Über das Zustandekommen der transversalen Kompaßstellung konnte ich aus Mangel an Zeit und Gelegenheit keine Untersuchungen anstellen. Als sicher nehme ich an, daß dabei das Licht als Reiz beteiligt ist, was die mögliche Mitwirkung anderer Reizwirkungen natürlich nicht ausschließt.

Bremerhaven, im Dezember 1925.

Literatur.

- v. Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1924.
 Karsten, G., Über Kompaßpflanzen. Flora 1918, 11.
 Korzhinsky, S., Über die Blattstellung von *Tanacetum vulgare* und *Lactuca scariola*. Beil. z. d. Protok. d. Sitz. d. Ver. f. Naturf. a. d. Univ. Kasan. 1884.
 Marloth, R., Das Kapland. Jena 1908.
 Mayer, A., Zur Erklärung der Blattstellung der sog. Kompaßpflanzen. Jahrb. wiss. Botanik, 1912, 50.
 Seybold, A., Über d. Drehung b. d. Entfaltungsbewegung d. Blätter. Goebels Bot. Abhandl., Heft 6. Jena 1925.
 Stahl, E., Über sog. Kompaßpflanzen. Jenaer Zeitschr. f. Naturw. 1881, 15, N. F., 8.
 Volkens, G., Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.

Der Einfluß des Höhlenklimas auf den jährlichen Entwicklungsgang von *Adoxa moschatellina* L.

Von F. v. Morton.

Im Verlaufe meiner Untersuchungen über die Ökologie der assimilierenden Höhlenpflanzen¹⁾ wandte ich mein Augenmerk auch der Frage zu, welchen Einfluß das Höhlenklima auf die Funktionen der Höhlenpflanzen nehme.

In der eben zitierten Arbeit ist eine Reihe von Fällen angeführt, die den Winterzustand einiger ostalpiner Höhlen beleuchten. Selbst mäßig ausgedehnte Höhlen schaffen lokalklimatische Verhältnisse, die den Algen, Moosen und Farnen (sowie den Moosprotonemata und Farnprothallien) ein ununterbrochenes Wachstum beziehungsweise Vegetieren ermöglichen und es macht auf den Besucher, der aus Schnee und Winterkälte ganz unvermittelt in den Bannkreis einer lauen Treibhausatmosphäre tritt, einen außerordentlichen Eindruck, wenn er sich vor üppigen Moosrasen, vor Farnen, ja sogar vor Blütenpflanzen sieht.

Besonders auffällig ist in dieser Beziehung das Verhalten von *Adoxa moschatellina*, die im Rabenkeller²⁾, einer am Nordhange des ostalpinen Dachsteinstockes im Dachsteinkalk gelegenen Klufthöhle vorkommt. Während die vorderen zwei Drittel dieser Höhle im Winter von einer bisweilen mehrere Meter hohen Schnee- und Eisschicht bedeckt sind, bleibt die Lehmhalde, die zum rückwärtigen Ende der Höhle hinaufführt, schnee- und frostfrei.

Diese Halde besiedelt (mit *Geranium Robertianum*, *Lamium luteum* u. a.) nur *Adoxa moschatellina*. Sie beginnt (es handelt sich bei den folgenden Angaben natürlich nur um Durchschnittswerte) im März zu blühen. Noch Ende Juni können Blüten

1) Morton, F. und Gams, H.: Höhlenpflanzen. (Band V der vom Speleolog. Institut der Bundeshöhlenkommission herausgeg. speleolog. Monographien. Wien 1925.)

2) Die nähere Darstellung dieser Höhle ist in den „Höhlenpflanzen“, S. 86 bis 95 enthalten.

beobachtet werden. Um diese Zeit sind auch bereits zahlreiche Pflanzen mit 10—12 cm langen neuen Wurzelstöcken und 1—3 cm großen Knospen vorhanden.

Im Juli (Bodentemperatur 11° — 12° C) vertrocknen die Blüten. Die Blätter verwelken jedoch nicht¹⁾, sondern setzen ihre Assimilations-tätigkeit dauernd bis in den November hinein fort. (Bodentemperatur im November $+5,9^{\circ}$, Lufttemperatur in Höhe der Assimilationsorgane 6° — $7,4^{\circ}$ C). Erst in diesem Monat vergilben die Blätter. Das Wachstum unter der Erde nimmt seinen Fortgang. Die für das nächste Jahr bestimmten Sprosse sind anfangs November 4—5 cm hoch und wachsen bis in den Dezember hinein. (Bodentemperatur in Wurzeltiefe $+1,5^{\circ}$ bis $+3,6^{\circ}$ C, Lufttemperatur $+2,4^{\circ}$ C).

Höchst interessant sind die Verhältnisse im Februar. Bei meinem Besuche des Rabenkellers am 21. Februar 1926 deckte den, der Höhle vorgelagerten Almkessel (im Durchschnitt 850 m hoch) eine 50 cm hohe, hartgefrorene Schneedecke. Die vorderen zwei Drittel des Höhlenbodens waren schnee- und eisbedeckt (Tropfwasser!).

Auf der nach hinten steil ansteigenden Lehmhalde (Bodentemperatur in Wurzeltiefe der *Adoxa* $+2,5$ — $2,7^{\circ}$ C, Lufttemperatur in Höhe der Assimilationsorgane $+4,5^{\circ}$ C) waren zahlreiche Pflänzchen, 1—4 cm hoch, gesproßt mit normal grünen \pm entfalteten Blättchen. Eine Reihe von Sprossen war noch unter der Erde, in dem Zustande und in der Größe, wie ich sie im November und Dezember angetroffen hatte.

Aus dem Gesagten geht also als wesentlich hervor, daß besonders die Assimilationsdauer der Blätter der höhlenbewohnenden *Adoxa* eine starke Verlängerung (Februar bis November) erfährt. Die Untersuchungen von Adams (1924) bestätigen, daß eine lang andauernde schwache Beleuchtung eine starke, nur zeitweise wirkende, zu ersetzen vermag. Dieser Vermutung gibt auch Lundegårdh (1925) Ausdruck.

An Stelle der wechselnden Lichtintensitäten, wie sie das Leben im Walde (Uferwälder, bewaldete Schluchten) mit sich bringt (Laubwald! Sonnenflecke im belaubten Walde!), kommt *Adoxa* übrigens auch an besonnten Stellen vor, haben wie hier eine zwar geringere Lichtintensität $\left(\frac{1}{20} - \frac{1}{100}\right)$, die aber doch viel geringeren Schwankungen ausgesetzt ist.

1) Kästner fand 1911 in Sachsen am 15. Juli vegetierende Pflanzen im Walde.

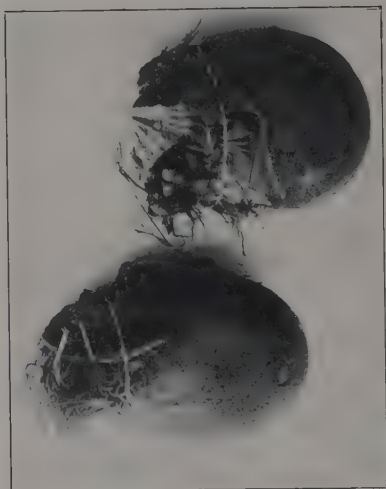
Die absoluten Lichtmengen, die mangels geeigneter Instrumente nicht gemessen werden konnten, werden ziemlich geringe sein, da die hohe Bergumrahmung auch im Freien nur einen verhältnismäßig kleinen Himmelsausschnitt frei läßt. Wesentlich wären natürlich Dauerregistrierungen in sehr kurzen Zeitintervallen unter Benützung von Farbenfiltern.

Sonnenlicht fehlt vollständig. Da außerdem eine gewisse Luftfeuchtigkeit durch den Höhlenraum als solchen und das Tropfwasser gegeben ist und die Temperatur im Lebensraume der Wurzeln und Blätter nie unter 0° sinkt, so sind alle Bedingungen gegeben, um im Wege einer langsamen Assimilate-Produktion das nötige Jahresausmaß zu erzeugen. Es liegt also der Fall einer wesentlichen Lebensverlängerung eines Organs vor.

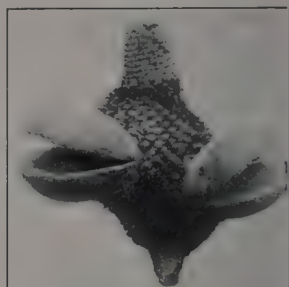
In diesem Zusammenhange sei bemerkt, daß ich zur Zeit meines letzten Besuches (20. II. 1926) Individuen von *Geranium Robertianum* neben *Adoxa* vorfand, die sich seit November 1925 aus Keimpflanzen zu 10 cm hohen, reichblättrigen Pflanzen entwickelt hatten. *Chrysosplenium alternifolium*, das etwas unterhalb in einem durch Spritzwasser ständig naß erhaltenen Moosrasen siedelt, hatte bereits kräftige Blütenknospen ausgebildet. Bei *Lamium luteum* waren vereinzelte beblätterte Sprosse vom Vorjahre vorhanden, bei *Adenostyles glabra* 1—2 cm hohe, tief violett gefärbte, von Moos und einer dünnen Höhlenlehmschicht bedeckte Knospen.

Eingegangene Literatur.

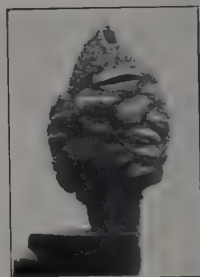
- Resumptio genetica onder Redaktie van Dr. J. P. Lotsy en Dr. H. N. Koerman. Deel I, Aufl. 1 u. 2. 's Gravenhage 1924. Martinus Nijhoff.
- Bibliographia genetica I, 1925; C. Fruwirth, Die Genetik der Kartoffel; Valentin Häcker, Aufgaben und Ergebnisse der Phaenogenetik O. Heilbronn, Genetic cytology of Carex; F. Rosen, Das Problem der Erophila verna; R. C. Punnett, Lathyrus odoratus. s' Gravenhage 1925. Martinus Nijhoff.
- E. Abderhalden, Handbuch der biolog. Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 3, Heft 1: J. Stoklasa, Methoden für biolog. Untersuchung des Bodens, Heft 2. Eilh. Mitscherlich, Die physikal. Untersuchung des Bodens; G. Hager, Die Methoden zur Untersuchung der Bodenkolloide und ihrer Eigenschaften; V. Grafe, Gesamtanalyse des Pflanzenmaterials. Berlin 1924. Verlag von Urban & Schwarzenberg.
- G. Haberlandt, Eine botanische Tropenreise, 3. Aufl. Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig.
- Mart. Noack, Praktikum der pilzparasitärischen Krankheiten (sic!). Verlag von Paul Parey, Berlin. Preis geb. 9 Mk.
- E. Almquist, Biolog. Forschungen über die Bakterien. Mit 42 Mikrophotographieen und 9 Figuren im Text. In Kommission bei O. Weigel. Leipzig 1925.
- W. v. Roeder, Der Kakteenzüchter. Mit 32 Tafeln und 26 Abb. im Text. Francksche Verlagshandlung, Stuttgart. Preis geh. 1,50, geb. 2,40.
- K. v. Bülow, Moorkunde. Mit 20 Abb. (Sammlung Götschen, Bd. 916.) Preis 1,50 Mk.
- W. Lepeschkin, Kolloidchemie des Protoplasmas. Berlin. J. Springer, Preis geh. 9 Mk., geb. 9,90.
- E. O. v. Lippmann, Geschichte der Rübe (Beta) als Kulturpflanze. Berlin 1925. Verlag von J. Springer. Geb. 12 Mk.
- Al. Janke, Allgemeine technische Mikrobiologie. 1. Teil: Die Mikroorganismen. Mit 10 Abb. und 1 Tafel. Dresden und Leipzig 1924. Verlag von Theodor Steinkopff. Preis geb. 12 Mk.
- L. Wittmack, Botanik der kulturtechnisch und landwirtschaftlich wichtigen Pflanzen, 5. Auflage. Mit 208 Abb. und 9 Tafeln. Berlin. Verlag von Paul Parey. Preis geb. 16 Mk.
- S. Kostytschew, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 1. Band: Chem. Physiologie. Berlin 1926. Verlag von Jul. Springer. Preis geh. 27 Mk., geb. 28,50 Mk.
- A. Renger, Patzsch, Anleitung für die Pflanzenphotographie. Herausgegeben von der opt.-mech. Industrie-Anstalt Hugo Meyer & Co., Görlitz (von diesen gegen Einsendung von 20 Pf. zu beziehen).
- R. Wettstein, Handbuch der systemat. Botanik, 3. Aufl., II. Band. Leipzig und Berlin 1924.



Banksia aemula.



Banksia spec.



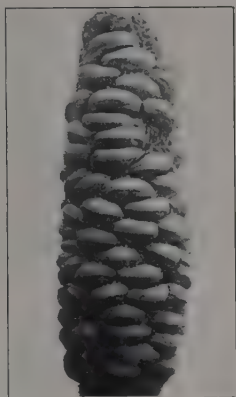
Banksia spec.



Banksia nervosa.



Banksia spec.



Banksia spec.



Banksia spec.



Banksia spec.



Banksia spec.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. ZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 120. BAND)

ERSTES UND ZWEITES HEFT

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 145 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1925

1925:6434

Die „FLORA“ oder „Allgemeine botanische Zeitung“ erscheint in zwangloser Folge. Je 4 Hefte bilden einen Band.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
ROSS, H. und SUESSENGUTH, K., Das Apikalorgan der Blätter von Lafoensia. Mit 4 Abbildungen im Text	1—18
SCHRÖDTER, KURT, Zur physiologischen Anatomie der Mittelzelle drüsiger Gebilde. Mit 55 Abbildungen im Text	19—80
FREY, ALBERT, Geometrische Symmetriebetrachtung. Mit 10 Abbildungen im Text	87—98
FILLA, FRANZ, Das Perikarp der Proteaceae. Mit 70 Abbildungen im Text und Tafel I	99—142
GAISBERG, E. v. und FINCKH, E., Zur Biologie von Schistostega osmundacea. Mit 4 Abbildungen im Text	143—175
CHAUDHURI, H. und RAJARAM, Ein Fall von wahrscheinlicher Symbiose eines Pilzes mit Marchantia nepalensis. Mit 2 Abbildungen im Text	176—178

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Vegetationsbilder

Herausgegeben von

Dr. G. Karsten

Professor an der Universität Halle

Dr. H. Schenck

Prof. an der Techn. Hochschule Darmstadt

Zuletzt sind erschienen:

16. Reihe, Heft 1/2

Die Dünen der englischen Westküste
gleich südlich von Sonthport (Grafschaft Lancashire)

Von

O. V. Darbishire

Botanisches Institut der Universität Bristol

16. Reihe, Heft 3

Das Licht im tropischen Regenwalde

Von

Prof. Dr. G. Karsten

Halle a. S.

16. Reihe, Heft 4

Alpine Region der Westkarpathen

Von

A. Prát

Botanisches Institut Prag

Preis für jedes Heft: Rmk 4.—

Acht Hefte bilden eine Reihe. Jedes Heft enthält 6 Tafeln in Lichtdruck oder Autotypie mit kurzem erläuterndem Text und umfaßt nach geographischen oder botanischen Gesichtspunkten zusammengehörige Bilder, so daß es eine selbständige Veröffentlichung des betreffenden Autors darstellt.

Sammelmappen für jede Reihe: je Rmk 1,60

Soeben erschienen:

Klima und Boden

in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben

Von

Henrik Lundegårdh

Mit 113 Abbildungen im Text und 2 Karten

VIII, 419 S. gr. 8° 1925 Rmk 24.—, geb. 26.—

Inhalt: 1. Einleitendes und Historisches. — 2. Der Lichtfaktor: Das Lichtklima der Erde. Die Wirkungen der Helligkeitsstrahlung (Photische Reizwirkungen. Das Licht und die Kohlensäureassimilation). Das Lichtklima des Standorts. — 3. Der Temperaturfaktor: Allgemeines. Die physiologische Wirkung des Temperaturfaktors. Die Temperaturnullgrenzen des Lebens. Die Temperatur und die Geschwindigkeit der Stoffaufnahme. Die Bedeutung der Bodentemperatur. Die Temperatur als pflanzengeographischer Faktor. Übersicht über das Temperaturklima der Erde. Zusammenfassung über die Wirkung des Temperaturklimas. — 4. Der Wasserfaktor: Allgemeines. Die Wasserspeicherung des Bodens. Der Wassergehalt des Bodens als Wachstumsfaktor. Der Wasserfaktor und die Transpiration. Die Messung der Transpiration und der Wasserbilanz. Modifikative und genotypische Anpassungen in bezug auf den Wasserfaktor. Übersicht über die pflanzengeographische Bedeutung des Wasserfaktors. — 5. Der Boden, seine Bildung und allgemeinen ökologischen Eigenschaften: Allgemeine Charakteristik der Bodenwirkung. Die Bodenbildung. Der Podsolboden. Saurer Humus. Der Steppenboden. Absorption und Austausch. Zusammenfassung über Podsolboden und Steppenboden. — 6. Die physikalische Beschaffenheit und die Durchlüftung des Bodens: Die mechanische Bodenanalyse. Die Durchlüftung des Bodens. — 7. Die chemischen Bodenfaktoren: Allgemeines über die physiologische Wirkung der Nährsalze. Das Wirkungsgesetz der chemischen Wachstumsfaktoren. Die physiologische Wirkung der Nährsalze. Die Salzspezialisten. Kalkpflanzen. Die Wasserstoffionenkonzentration. Bemerkungen über die chemische Bodenanalyse. — 8. Die Mikroorganismen des Bodens: Die Aufschließung der Mineralpartikel. Die Humusbildung und -zersetzung. Der Stickstoffumsatz im Boden. Andere ökologisch wichtige Umsetzungen im Boden. Das Verhalten der Mikroorganismenformation zu Salzen und zu klimatischen Bedingungen. Die Invertebratenfauna des Bodens (ausgenommen Protozoen). Übersicht über die ökologische Bedeutung der Mikroorganismenwelt des Bodens. — 9. Der Kohlensäurefaktor: Die physiologische Wirkung der Kohlensäure. Die Kohlensäure als Standortsfaktor. — 10. Die leitenden Prinzipien der experimentell-ökologischen Forschung: Der Artbegriff in der Ökologie. Die Bedeutung der „Formen“ („Varietäten“, „Mikrospezies“, „Isoreagents“, „Ökotypen“ usw.) für die Ökologie. „Adaption“, „Lebensform“ und „epharmonische Konvergenz“. Experimentell-ökologische Richtlinien für die Beschreibung und Klassifizierung der Anpassungsformen. Die Pflanzengesellschaften. — Autoren- und Sachregister. Verzeichnis der Pflanzennamen.

Der Verfasser nimmt den Standpunkt ein, daß die Probleme der Ökologie und der kausalen Pflanzengeographie nur auf experimentellem Wege mit Erfolg bearbeitet werden können. In einer Reihe von Spezialarbeiten hat er diesen Standpunkt weiter entwickelt und so ist die im vorliegenden Werk gegebene Darstellung während reger Experimentalarbeit in der Natur ausgereift. Da man nach Ansicht des Verfassers die ökologischen Faktoren erst dann richtig würdigen und messen kann, wenn man ihre physiologischen Wirkungen kennt, so wurde jede Frage gegen den physiologischen Hintergrund beleuchtet und namentlich hat Lundegårdh versucht, gewisse allgemeine physiologische Gesetze, wie vor allem das Relativitätsgesetz der Faktorwirkung, in Anwendung zu bringen. Mehrfach hat er auch angeknüpft an Erfahrungen der land- und forstwirtschaftlichen Forschung der überhaupt viele wichtige ökologische Erkenntnisse zu danken sind.

Die im Text eingefügten Photographien stammen von der ökologischen Station der Hallands Väderö und bezwecken das Vorführen einer Reihe nordischer Pflanzengesellschaften. Beigegeben sind am Schluß eine Regenkarte und eine Karte über die Formationen der Erde (Vegetationskarte).

Botanische Abhandlungen

Herausgegeben

von Prof. Dr. K. Goebel, München

Heft 6:

Über die Drehung bei der Entfaltungsbewegung der Blätter

Von

Dr. A. Seybold

Mit 64 Abbildungen im Text. 80 S., gr. 8° 1925 Rmk 3.—

Inhalt: Einleitung. — Zur Mechanik der Drehbewegung. — Die Resupination der Gramineenblätter. — Dorsiventralität der Gramineen. — Blattdrehungen anderer Monokotylen mit disticher Blattstellung. — Blattdrehungen bei *Viscum album* und *Eucalyptus*-Arten. — Drehblätter verschiedener Pflanzen mit spiraliger Blattstellung. — Die Drehbewegung der Blätter der Kompaßpflanzen. — Zusammenfassung. — Literaturverzeichnis.

Die Geschichte der Untersuchungen über die Drehbewegung bei Blättern zeigt, wie verschiedenartig ihr Zustandekommen erklärt wurde. Teleologische Auffassungen neigten dazu, in jeder Blattdrehung eine Orientierungstorsion zu sehen, bis Goebel die Entfaltungsdrehung als Ausdruck der Gesamtorganisation der Pflanzen kennzeichnete. Auf Grund eingehender Untersuchungen gelangt der Verfasser der vorliegenden Arbeit zu dem Ergebnis, daß die Entfaltungsdrehungen als Ausdruck der Gesamtsymmetrie zu erklären sind.

Heft 7:

Zur Kenntnis der Beiknospen

zugleich ein Beitrag zum Korrelationsproblem

Von

Dr. Walter Sandt

Priv.-Doz. f. Botanik, Assistent am Botan. Laboratorium d. Univers. München

Mit 50 Abbildungen im Text. 160 S., gr. 8° 1925 Rmk 7.—

Inhalt: Einleitung. — 1. Spezieller Teil: a) Absteigende Beiknospen. b) Aufsteigende Beiknospen. c) Auf- und absteigende Beiknospen (biseriale Knospen, kollaterale Knospen). 2. Anordnung der Gefäßbündel der Knospen. 3. Zur Ätiologie der Beiknospenbildung. 4. Arbeitsteilung der Knospen. 5. Experimentelle Untersuchungen über das Austreiben der Beiknospen. 6. Schutzeinrichtung der Beiknospen. 7. Verbreitung der Beiknospen. 8. Beiknospen und Fruchtbarkeit. 9. Läßt sich Beisproßbildung experimentell beeinflussen? 10. Systematischer Wert der Beiknospen. 11. Nutzen der Beiknospen. 12. Phylogenetisches. 13. Zusammenfassung. — Literaturübersicht.

Der Verfasser unternimmt es in dieser Untersuchung, das Problem der Entstehung der Beiknospen mit modernen Hilfsmitteln an einem möglichst großen Material erneut zu prüfen.

Heft 8:

Beiträge zur Physiologie des Tagesschlafs der Pflanzen

Von

Dr. Erich Neuernbergk

Halle a. S.

Mit 8 Abbildungen und 13 Tabellen im Text. 138 S., gr. 8° 1925 Rmk 7.—

Von jeher bildeten die Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich ein beliebtes Untersuchungsobjekt für die Naturforscher, und es waren vornehmlich die sogenannten Schlafbewegungen der Leguminosenblätter, auf die die alten Botaniker ihr Augenwerk richteten. Allerdings beschäftigte man sich vor allem mit den während der Nacht vorhandenen Bewegungszuständen, dem sogenannten Nachtschlaf (Nyctinastie), während die andere eigentümliche Schlafbewegung, der sogenannte Tagesschlaf (Parabeliotropismus Darwins) bisher weniger beachtet blieb und von den verschiedenen Autoren meistens nur gelegentlich und nebenbei erwähnt wurde. In seinen eigentlichen Ursachen ist das Problem kaum näher untersucht worden. Die vorliegende Arbeit bringt nun zum ersten Male eine genaue Analyse der Bedingungen, die bei dem Zustande des Tagesschlafs vorhanden sind.

Diesem Heft liegt ein Prospekt bei vom Verlag Julius Springer in Berlin, betr. „Lepeschkin, Pflanzenphysiologie u. a.“.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. ZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 120. BAND)

DRITTES HEFT

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 39 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1926

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
KÜSTER, ERNST, Regenerationserscheinungen an Bakteriengallen. Mit 12 Figuren im Text	179—197
CLAUS, G., Die Blütenbewegungen der Gentianaceen. Mit 13 Figuren im Text	198—226
TROLL, WILHELM, Über die Staubblattkrümmungen der Umbelliferen. Mit 14 Figuren im Text	227—242
KATZ, ERNA, Über die Funktion der Narbe bei der Keimung des Pollens	243—281
International Congress of Plant Sciences (Fourth International Botanical Congress)	282

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Pathologische Pflanzenanatomie

in ihren Grundzügen dargestellt

von

Dr. Ernst Küster

Professor der Botanik an der Universität Gießen

Mit 285 Abbildungen im Text, darunter 2 farbigen

Dritte, neu bearbeitete Auflage

XII, 558 S. gr. 8^o 1925 Gmk 24.—, geb. 26.—

Inhalt: Einleitung. — Spezieller Teil: 1. Panaschierung. Panaschierungen mit unscharf umgrenzten Arealen. Panaschierung mit scharf umgrenzten Arealen. 2. Etiollement und verwandte Erscheinungen. 3. Hyperhydrische Gewebe. 4. Wundgewebe und Regeneration. Kallus. Thyllen, Wundholzung und Wundrinde. Wundkork. Gumm- und Harzbildung. Regeneration. 5. Gallen. Entwicklungsgeschichte und äußere Form der histoiden Gallen. Die Gewebe der histoiden Gallen. Histologischer Bau der organoiden Gallen. — Allgemeiner Teil: 1. Histogenese der pathologischen Gewebe. Hypoplasie. Umdifferenzierung und Rückdifferenzierung. Wachstumsanomalien. Teilungsanomalien. Qualität und Differenzierung der Gewebsneubildungen. Verwachsung. Spaltung der Gewebe. Zellfusion. Degeneration und Nekrose. Zytolose. Allgemeine Bemerkungen zur Histogenese der pathologischen Gewebe. 2. Entwicklungsmechanik der pathologischen Gewebe. Wirkungen mechanischer Kräfte. Wirkungen osmotischer Kräfte. Wirkung chemischer Kräfte. Wirkungen strahlender Energie. Wirkungen der Korrelationen. 3. Ökologie der pathologischen Gewebe. Etiollement. Aerenchym. Wundheilung. Ersatzhydrotoden und Ersatzpneumethoden. Paravarianten. Funktionelle Anpassung. Gallen. Zusammenfassung. — Nachträge. — Namen- und Sachregister.

Die neue Auflage dieses Werkes ist das Ergebnis einer durchgreifenden Umarbeitung. Viele Abschnitte des Buches sind völlig Neubearbeit, in fast allen anderen sind Hinweise auf zahlreiche neue Tatsachen und viele neue kritische Betrachtungen über die Ökologie der pathologischen Gewebe aufgenommen worden. Völlig neue Gestalt haben die über Panaschierung handelnden Kapitel und viele Abschnitte der Entwicklungsmechanik gefunden. Auch viele der histogenetischen Paragraphen unterscheiden sich wesentlich von dem in der zweiten Auflage Vorgetragenen. Überall hat sich der Verfasser bemüht, auch auf die in früheren Arbeiten verstreuten Mitteilungen über Beobachtungen pathologisch-anatomischer Art die Aufmerksamkeit zu lenken. Die neue Auflage ist um mehr als 100 Seiten stärker geworden als die vorige; die Zahl der Abbildungen hat sich von 209 auf 285 vermehrt.

Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Hrsg. von Prof. Dr. A. Pascher, Prag.

Heft 11: **Heterokontae, Phaeophyta, Rhodophyta, Charophyta.** Bearbeitet von A. Pascher, Prag, J. Schiller, Wien, W. Migula, Eisenach. Mit 208 Abbild. im Text. IV, 250 S. (Taschen-Form) 1925 Gmk 9.—, geb. 10.—

Heft 12: **Cyanophyceae.** Bearbeitet von L. Geitler, Wien. Mit 560 Abbild. im Text: — **Cyanochloridinae = Chlorobacteriaceae.** Bearbeitet von L. Geitler, Wien und A. Pascher, Prag. Mit 14 Abbild. im Text. VIII, 481 S. (Taschen-Form.) 1925 Gmk 20.—, geb. 21.50

Das 12. Heft ist das umfangreichste Heft der S.W.-Flora und behandelt auf 481 Seiten und 574 Abbildungen die schwierige Gruppe der Blaualgen und zwar sämtliche bis Mitte 1925 beschriebenen Formen des Süßwassers. Der Bearbeitung wurden die für die verwandtschaftlichen Beziehung dieser Gruppe neu gewonnenen Gesichtspunkte zugrunde gelegt. Im Anschlusse an die Blaualgen sind die mit ihnen nah verwandten Chlorobakterien, für die der neutrale Name Cyanochloridinee gebraucht wird, behandelt.

Der Krieg und die Nachkriegszeit, wie auch das Ableben einiger Mitarbeiter haben das Erscheinen der „Süßwasserflora“ geraume Zeit unterbrochen. Nun sollen aber die noch fehlenden Hefte 4, 8, 13, 15, 16 innerhalb der nächsten Jahre erscheinen.

Diese lange Unterbrechung hatte auch zur Folge, daß besonders die zuerst erschienenen Hefte bereits einer Ergänzung bedürfen, die in Supplementheften die seither gemachten Fortschritte in der Kenntnis der Süßwasserflora bringen soll. Es ist erfreulich, feststellen zu können, daß diese Fortschritte größtenteils im Zusammenhange mit den Bearbeitungen dieser Sammlung gemacht oder angeregt, ja teilweise erst durch sie ermöglicht wurden.

Die Eisenbakterien. Beiträge zu einer Monographie. Von Prof. Dr. N. Cholodny, Kiew. Mit 20 Abbild. im Text und 4 Tafeln. („Pflanzenforschung“. Hrsg. von Prof. Dr. R. Kolkwitz, Berlin-Dahlem. Heft 4.) VI, 162 S. gr. 8^o 1926 Gmk 12.—

Inhalt: **Einleitung.** — **I. Morphologie der Eisenbakterien.** 1. Fädige Eisenbakterien. 2. Einfache Eisenbakterien. 3. Über einige vermeintliche oder ungenügend bekannte Eisenbakterien. 4. Schlußbemerkungen. 5. Tabelle zur Bestimmung der Eisenbakterien. — **II. Physiologie und Ökologie der Eisenbakterien.** 1. Untersuchungen über mixotrophe Eisenbakterien. 2. Untersuchungen über autotrophe Eisenbakterien. 3. Über die Methodik der Eisenbakterienforschung. 4. Über die Entstehungsart der Scheiden und ihnen analogen Gebilde bei den Eisenbakterien. 5. Über eisenspeichernde Flagellaten. 6. Ökologische Bemerkungen. 7. Schlußbemerkungen. — **III. Die Rolle der Eisenbakterien in der Natur und im Haushalt des Menschen.** 1. Die Eisenbakterien in ihren Beziehungen zum Kreislauf des Eisens in der Natur und zur Entstehung der Eisenerze. 2. Die Eisenbakterien im Haushalte des Menschen. Nachtrag. Literatur. Autoren- und Sachverzeichnis.

Das Studium der Eisenbakterien bietet sowohl vom rein theoretischen als auch vom praktischen Standpunkte aus ein großes Interesse. Man kann in der ganzen Mikrowelt wohl kaum eine andere Gruppe finden, welche bei der relativ geringeren Zahl der Vertreter so viel in morphologischer Hinsicht verschiedenartigste Mikroorganismen umschließt.

Cholodny hilft durch seine Arbeit dem Mangel ab, der durch das Veralten der seit längerer Zeit vergriffenen Schrift von Molisch über die Eisenbakterien entstanden war.

Vegetationsbilder. Herausgegeben von Dr. G. Karsten, Prof. an der Univers. Halle und Dr. H. Schenck, Prof. an der Techn. Hochschule Darmstadt.

16. Reihe, Heft 5/6: **Jamaika.** Von H. und M. Brockmann-Jerosch, Zürich. 12 Tafeln mit 24 Abbild., 8 S. Text, 34 S. Tafel-Erklärungen Gmk 8.—

16. Reihe, Heft 7: **Vegetationsbilder von den Kenia- und Aberdare-Bergen (Ostafrika).** Von Prof. Dr. Rob. E. Fries, Stockholm. 6 Tafeln mit 10 Abbild., 2 S. Text, 10 S. Tafel-Erklärungen. Gmk 4.—

Soeben erschienen:

Einführung in die Grundlagen der technischen Mykologie

Von

Prof. Dr. Franz Fuhrmann

Vorstand der Lehrkanzel für technische Mykologie und Chemie der Nahrungs- und Genußmittel an der Technischen Hochschule in Graz

Zweite Auflage der „Vorlesungen über technische Mykologie“

Mit 169 Abbildungen im Text

VIII, 554 S. gr. 8° 1926 Gmk 26.—, geb. 28.—

Inhalt: Einleitung: Geschichte der technischen Mykologie. — I. Morphologie, Physiologie und Systematik der Schizomyceten. 1. Morphologie der vegetativen Bakterienzelle. 2. Vermehrung der Bakterien. 3. Chemie der Bakterienzelle. 4. Physikalische Eigenschaften der Bakterienzelle. 5. Physiologie der Bakteriernahrung. 6. System der Bakterien. — II. Morphologie, Physiologie und Systematik der Hefepilze. 1. Morphologie der vegetativen Hefezelle. 2. Bildung, Bau und Keimung der Hefesporen. 3. Chemie der Hefezelle. 4. Physiologie und Biologie der Hefe. III. Morphologie und Physiologie der Schimmelpilze. — IV. Bakterielle Umsetzungen: Fäulnis und Verwesung. Bakterielle Spaltung von Säureamiden und Purinen. Nitrifikation. Stickstoffbindung. Bakterien der Milch. Ameisensäuregärung. Essigsäuregärung. Buttersäuregärung. Zellulosegärung. Pektin-gärung. Bakterielle Zersetzungen unter Wärmeentwicklung. Fäulnis-ziehung des Brotes. Bakterien in der Zuckerfabrikation. Senfgärung und Senfzersetzung. Farbstoffgärungen. Gerberei. Schwefelbakterien. Eisenbakterien. — V. Umsetzungen durch Bakterien und Hefen: Einsäuerung der Gemüse. Mehlteiggärung. Durch Bakterien und Hefen vergorene Getränke. VI. Umsetzungen durch Hefe: Bier, Wein. Brennerei. Preßhefe. Rumbrennerei. — VII. Gemischte Gärung durch Hefen und Schimmelpilze: Chinesischer Reisbranntwein. Javanischer Arrak. Amamori. Batatenbranntwein. — VIII. Entkeimung und Konservierung: Physikalische Entkeimung. Entkeimung durch Licht und chemische Mittel. Infektionsverhütung. — IX. Konservierung von Nahrungsmitteln. — X. Mykologie des Wassers. — Sachregister.

Aus Gründen einer besseren Übersicht und eines engeren Zusammenhanges hat der Verfasser die im Jahre 1913 erschienenen „Vorlesungen über technische Mykologie“ nunmehr in zweiter Auflage als „Einführung in die technische Mykologie“ herausgegeben. Dieser Titel soll noch deutlicher zum Ausdruck bringen, daß das vorliegende Buch in erster Linie dazu bestimmt ist, angehende Mykologen und überhaupt Studierende der Naturwissenschaften in die Lehre von den Lebenserscheinungen und der Lebenstätigkeit der Mikroorganismen einzuführen.

Der Verfasser hat es vermieden, Literaturangaben einzuflechten und allzusehr Einzelheiten zu bringen. Er war vielmehr bestrebt den Gegenstand allgemein grundlegend zu behandeln und nach Möglichkeit die Zusammenhänge herauszuarbeiten. Der mykologische Fachmann wird deshalb in dieser „Einführung“ manche wissenschaftlich interessanten Probleme und neuesten Anschauungen vermissen. Den Studierenden der biologischen Wissenschaften wird sie eine naturwissenschaftliche Basis bieten und ihnen den innigen Zusammenhang zwischen lebender und toter Materie aufzeigen.

Diesem Heft sind 3 Prospekte beigelegt: 1. vom Verlag Gustav Fischer in Jena, betr. „Neuere botanische Veröffentlichungen“; 2. vom Verlag Julius Springer in Berlin W. 9, betr. „Kosmos-Bibliothek der Pflanzenphysiologie“; 3. vom Verlag Gustav Fischer in Jena, betr. „Bücher für den gebildeten Naturfreund“.

FLORA
ODER
ALLGEMEINE BOTANISCHE
ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. ZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 120. BAND)

VIERTES HEFT

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 109 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1926

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
LÖV, LEOKADIA, Zur Kenntnis der Entfaltungszellen monokotyler Blätter. Mit 89 Figuren im Text	283—343
SHADOWSKY, A. E., Der antipodiale Apparat bei Gramineen. Mit 16 Figuren im Text	344—370
STOCKER, OTTO, Über transversale Kompaßpflanzen. Mit 4 Figuren im Text.	371—376
MORTON, F. v., Der Einfluß des Höhlenklimas auf den jährlichen Entwicklungsgang von <i>Adoxa moschatellina</i> L.	377—379
Eingegangene Literatur	380
Titel und Inhalt zu Band 120	

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Von **Henrik Lundegårdh**. Mit 113 Abbild. im Text und 2 Karten. VIII, 419 S. gr. 8° 1925 Gmk 24.—, geb. 26.—

Inhalt: 1. Einleitung und Historisches. — 2. Der Lichtfaktor. — 3. Der Temperaturfaktor. — 4. Der Wasserfaktor. — 5. Der Boden, seine Bildung und allgemeinen ökologischen Eigenschaften. — 6. Die physikalische Beschaffenheit und die Durchlüftung des Bodens. — 7. Die chemischen Bodenfaktoren. — 8. Die Mikroorganismen des Bodens. — 9. Der Kohlensäurefaktor. — 10. Die leitenden Prinzipien der experimentell-ökologischen Forschung.

Der Verfasser nimmt den Standpunkt ein, daß die Probleme der Ökologie und der kausalen Pflanzengeographie nur auf experimentellem Wege mit Erfolg bearbeitet werden können. In einer Reihe von Spezialarbeiten hat er diesen Standpunkt weiter entwickelt und so ist die im vorliegenden Werk gegebene Darstellung während reger Experimentalarbeit in der Natur ausgereift. Da man nach Ansicht des Verfassers die ökologischen Faktoren erst dann richtig würdigen und messen kann, wenn man ihre physiologischen Wirkungen kennt, so wurde jede Frage gegen den physiologischen Hintergrund beleuchtet und namentlich hat Lundegårdh versucht, gewisse allgemeine physiologische Gesetze, wie vor allem das Relativitätsgesetz der Faktorwirkung, in Anwendung zu bringen. Mehrfach hat er auch angeknüpft an Erfahrungen der land- und forstwirtschaftlichen Forschung, der überhaupt viele wichtige ökologische Erkenntnisse zu danken sind.

Die Theorien der Oenotheraforschung. Grundlagen zur experimentellen Vererbungs- und Entwicklungslehre. Von **Ernst Lehmann**, Prof. der Botanik an der Universität Tübingen. Mit 207 Abbild. im Text und einem Bildnis von Hugo de Vries. XVIII, 526 S. gr. 8° 1922 Gmk 10.—, geb. 12.—

Seit de Vries steht die Oenotherenforschung im Mittelpunkt des biologischen Problems der Artbildung durch Mutation und Bastardierung. Es ist von höchstem Interesse zu sehen, wie neben der historischen auch die strukturelle Arbeitsrichtung durchdringt und über das Studium von Mutation und Bastardierung die strukturelle Forschung immer mehr hervortritt und an Bedeutung gewinnt. Der für die allgemeine Biologie der Gegenwart typische Übergang von der historischen Forschung zur strukturellen besitzt an Oenothera sein vorzüglichstes Paradigma. Diesen Vorgang innerhalb der Gattung Oenothera zu verfolgen, ist die Aufgabe des vorliegenden Buches. Es ist für Biologen jeder Richtung von größter Bedeutung.

Botanisches Zentralblatt, Bd. 143, Nr. 7: Das Werk ist einem starken Bedürfnis entgegengekommen und Biologen der verschiedensten Richtungen, Zytologen, Systematiker, experimentelle Vererbungsforscher vom Studenten bis zum Fachspezialisten werden es mit Nutzen lesen und mit Dank aus der Hand legen. . . .

E. Schiemann (Potsdam).

Soeben erschien:

Die Geschichte der Biologie

Ein Überblick

Von

Erik Nordenskiöld

Deutsch von Guido Schneider

VIII, 648 S. gr. 8° 1926 Gmk 25.—, geb. 27.—

Inhalt: I. Die Biologie im klassischen Altertum und im Mittelalter. Die Entwicklung der Biologie bei den Naturvölkern und den orientalischen Kulturen. / Die älteste griechische Naturphilosophie. / Die ältere Periode der griechischen Heilkunst und ihre Bedeutung für die Entwicklung der Biologie. / Ende der naturphilosophischen Spekulationen. Vorläufer von Aristoteles. / Aristoteles. / Naturphilosophische Systeme in der Zeit nach Aristoteles. / Biologische Spezialforschung nach Aristoteles. / Der Untergang der Wissenschaft in der Spätantike. / Biologische Wissenschaft bei den Arabern. / Die biologische Wissenschaft im christlichen Mittelalter. — II. Die Biologie während der Renaissancezeit. Das Ende der mittelalterlichen Wissenschaft. / Neue Weltanschauungen und eine neue wissenschaftliche Methode. / Beschreibende biologische Forschung zur Renaissancezeit. (Zoographen, Anatomen.) / Entdeckung des Blutkreislaufes. (Harveys Vorgänger. Harvey.) — III. Die Biologie im 17. und 18. Jahrhundert. Die Entstehung der modernen Naturauffassung im 17. und 18. Jahrh. / Die mechanischen Natursysteme. / Mystisch-naturwissenschaftliche Spekulationen. / Die biologische Forschung im 17. Jahrh. (Harveys Nachfolger. Versuche mechanischer Erklärungen der Lebenserscheinungen. Mikroskopie und Mikrotechnik.) / Biologische Spekulationen und Streitfragen am Anfang des 18. Jahrh. / Die Entwicklung der Systematik vor Linné. / Linné und seine Schüler. / Buffon. / Die Erforschung der Wirbellosen im 18. Jahrh. / Experimentelle und spekulative Biologie im 18. Jahrh. / Beschreibende und vergleichende Anatomie im 18. Jahrh. / Die Entstehung der modernen Chemie und ihr Einfluß auf die Entwicklung der Biologie. / Kritische Philosophie und romantische Naturanschauung. (Kant und seine nächsten Nachfolger. Goethe.) / Naturphilosophische Biologie. (Deutschland und Skandinavien. England und Frankreich.) — IV. Die Biologie in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Von der Naturphilosophie zur modernen Biologie. (Vorläufer der vergleichenden Anatomie. Humboldt. Lamarck.) / Cuvier. / Bichat und seine Gewebelehre. / Cuviers jüngere Zeitgenossen. / Fortschritte der Embryologie. / Die Entwicklung der Experimentalforschung und ihre Anwendung auf die vergleichende Biologie. / Mikroskopie und Zytologie. / Die weitere Entwicklung der Biologie bis zum Auftreten des Darwinismus. (Experimentelle Forschungen. Morphologie und Systematik. Mikrobiologie. Botanik.) / Positivistische und materialistische Naturphilosophie. — V. Von Darwin bis zu unserer Zeit. Die Vorbedingungen des Darwinismus. (Die moderne Geologie. Ideale Vorbedingungen des Darwinismus.) / Darwin. / Für und gegen Darwin. / Die Abstammungslehre auf morphologischer Grundlage. Gegenbaur und seine Schule. / Haeckel und der Monismus. / Morphologische Einzelforschung unter dem Einfluß des Darwinismus. (Anatomie und Embryologie. Zytologie. Mikrobiologie. Pflanzenmorphologie. Geographische Biologie). / Neodarwinismus und Neulamarckismus. — Experimentelle Biologie. (Experimentelle Morphologie und Vererbungsforschung. Biochemie, Tierpsychologie.) / Theoretische Spekulationen in unserer Zeit. (Mechanismus und Vitalismus. Der Artbegriff und einige damit zusammenhängende Fragen.) / Quellen und Literatur. — Namenregister.

Dieses Werk ist hervorgegangen aus einem an der Universität zu Helsingfors in den Jahren 1916—1917 gehaltenen Vorlesungskursus. Es soll einen Überblick über die Entwicklung der biologischen Wissenschaft im Laufe der Zeiten und im Zusammenhang mit der allgemeinen Entwicklung der menschlichen Kultur geben.

Der Verfasser hat sich nach Möglichkeit in seiner Darstellung an die theoretischen Grundsätze und allgemeinen Richtlinien gehalten, die in der Forschung hervortreten, da sie, obwohl kulturhistorisch von sehr wesentlicher Bedeutung, dennoch nicht oft übersichtlich zusammengestellt worden sind. Nach diesem Prinzip ist auch für jede Richtung eine Anzahl typischer Vertreter unter den Denkern und Forschern ausgewählt und geschildert worden. Die Auswahl der zu schildernden Persönlichkeiten geschah auf Grund einer Prüfung, die natürlich einen gewissermaßen subjektiven Charakter haben muß. Im Hinblick auf die allgemeine Kulturentwicklung war es ferner geboten, Vertreter der wissenschaftlichen Entwicklung verschiedener Länder zu berücksichtigen, um ein möglichst allseitiges Bild vom Zustande der Naturwissenschaften in unseren Tagen und von den Beiträgen der verschiedenen Nationen zu gewinnen.

Das botanische Praktikum. Anleitung zum Selbststudium der mikroskopischen Botanik für Anfänger und Geübtere, zugleich ein Handbuch der mikroskopischen Technik. Von **E. Strasburger**. Siebente Auflage, bearbeitet von Dr. Max Koernicke, Prof. der Botanik an der landwirtschaftl. Hochschule Bonn-Poppelsdorf und der Univ. Bonn. Mit 260 Abbild. im Text. XXIV, 883 S. gr. 8° 1923 Gmk 15.—, geb. 17.—

Aus der Natur. 1922, Nr. 8: . . . Im übrigen ist es eine Freude, das Werk durchzugehen und überall festzustellen, daß es für den praktisch arbeitenden Botaniker keinen besseren und zuverlässigeren Führer geben kann als diese monumentale Schöpfung des großen Strasburger. Sn.

Naturwissenschaftliche Monatshefte. 1922, Heft 5/6: . . . Die Fülle des Neubinzugekommenen hat der Herausgeber glänzend bemeistert und in sorgsamer Durcharbeitung ein Werk geschaffen, das nach Inhalt und Umfang die Summe alles Wissenswerten auf dem mikroskopisch-technischen Gebiete der Botanik darstellt. Seine Spezialregister (Pflanzenmaterial, Untersuchungsmaterial nach Jahreszeiten, Reagenzien, Methoden) erleichtern die Benutzung. . . . R. Rein, Düsseldorf.

Das kleine botanische Praktikum für Anfänger. Anleitung zum Selbststudium der mikroskopischen Botanik und Einführung in die mikroskopische Technik. Von **E. Strasburger**. Zehnte verbesserte Auflage, bearbeitet von Dr. Max Koernicke, Prof. der Botanik, Bonn. Mit 143 Holzschnitten und 3 farbigen Bildern. VIII, 275 S. gr. 8° 1923 Gmk 6.—, geb. 7.—

Naturwissenschaftl. Wochenschrift. 1922, Nr. 14: Das kleine botanische Praktikum ist im wesentlichen ein Auszug des großen Praktikums. Es führt deshalb nicht nur wie manche ähnliche Werke in die Anatomie der höheren Pflanzen, sondern auch in den Bau der Fortpflanzungsverhältnisse der Algen und Pilze ein. Auch die Grundlagen der Fixierungs-, Mikrotom- und Färbetechnik werden dargestellt. Seine Benutzung empfiehlt sich für jeden, der eine möglichst umfassende praktische Einführung in die Botanik erfahren will, also nicht nur für den diese als Hauptfach wählenden Studierenden, sondern vor allem auch für den zukünftigen Lehrer an höheren Schulen. Daß sich das Buch in dieser Beziehung bewährt hat, beweist die rasche Folge der Auflagen.

Nienburg.

Die botanische Mikrotechnik. Ein Handbuch der mikroskopischen Arbeitsverfahren. Von Dr. **Hans Schneider**. Zweite Auflage des gleichnamigen Werkes von Prof. Dr. A. Zimmermann. Mit 220 Abbildungen im Text. XII, 458 S. gr. 8° 1922 Gmk 7.50, geb. 9.50

Inhalt: I. Das Mikroskop und sein Gebrauch. Allgemeine Mikrotechnik. Die Freihandtechnik. Das Töten und Aufbewahren pflanzlicher Objekte. Die Mikrotomarbeit. Das Färben der Präparate. Das Einschließen der Präparate. Allgemeine Methoden der Verwertung von Präparaten. — 2. Die wichtigsten qualitativ mikrochemischen Verfahren zum Nachweis von Pflanzenstoffen. — 3. Die Zellwand: Allgemeines. Die einzelnen Zellwandstoffe. — 4. Der Protoplast und seine Einschlüsse: Allgemeines. Der Zellkern und seine Einschlüsse. Zentriolen. Das Plasma. Die Chromatophoren und ihre Einschlüsse. Andere eiweißartige Plasmaeinschlüsse. Ölige und gerbstoffhaltige Plasmaeinschlüsse. Einige andere Plasmaeinschlüsse bei niederen Pflanzen. — 5. Besondere Methoden zur Untersuchung von Vertretern der verschiedenen Pflanzengruppen; die wichtigsten Kulturverfahren. — Allgemeines Register. Register der Objekte.

Natur und Technik (Zürich). 1922/23, Heft 10: . . . Der mikroskopierende Botaniker erhält mit diesem Buche endlich ein Hand- und Nachschlagewerk, das ihm die zur Lösung einer bestimmten Aufgabe vorhandenen Verfahren gesammelt darbietet, also die Arbeitsweise — nicht wie die vielen botanischen Praktika das Objekt — zum Führer macht. Man hat ein solches, dem heutigen Stande der Mikrotechnik angepaßtes Werk in der Botanik seit langem vermißt, während die Zoologen längst mehrere Führer dieser Art besitzen.

Diesem Heft ist ein Prospekt beigelegt vom Verlag Gustav Fischer in Jena, betz. „Neue botanische Veröffentlichungen“.